

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



Bc. Lukáš Pola

Fylogeografie gekonů rodu *Bunopus* (Squamata, Gekkonidae) na Arabském poloostrově

Phylogeography of the *Bunopus* geckos (Squamata, Gekkonidae) in the Arabian Peninsula

Diplomová práce

Vedoucí práce: Ing. Mgr. Jiří Šmíd, Ph.D.

Praha, 2020

Poděkování

V první řadě bych rád poděkoval svému školiteli Jiřímu Šmídovi za cenné konzultace, neustálou motivaci, podporu a jeho přátelský přístup, a rovněž za jeho trpělivost, které občas bylo zapotřebí.

Dále bych rád poděkoval všem zaměstnancům Národního Muzea v Horních Počernicích za poskytnutí laboratorního a pracovního zázemí. Za zaškolení v laboratoři a za příležitostné konzultace a rovněž pomoc v nesnázích děkuji Tatianě Aghové a Marku Uvázlovi.

Zvláštní poděkování bych rád adresoval také všem, kteří mi pro tuto práci poskytli studijní materiál, jmenovitě Salvador Carranza, Lukáš Kratochvíl, Jan Červenka, Daniel Jablonski, Shai Meiri, Philippe Geniez, Pierre-André Crochet a Daniel Kolečka.

V neposlední řadě bych rád poděkoval své rodině, a to hlavně rodičům za jejich podporu a trpělivost během celého studia. Poděkování patří také všem mým přátelům, spolužákům a kamarádům za příležitostná rozptýlení během studia, ale rovněž za podněty a stimulující diskuze týkající se všech aspektů herpetofauny.

Projekt, v jehož rámci byla tato práce vypracována, je financován Grantovou agenturou České republiky (GAČR 18-15286Y).

Prohlašuji, že jsem svou diplomovou práci vypracoval samostatně pod vedením vedoucího práce a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu, které jsou náležitě citovány na konci práce. Jako autor této práce prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil práva třetích osob a že práce nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze 6. 8. 2020

ABSTRAKT

Arabský poloostrov představuje most mezi třemi kontinenty, Evropou, Asií a Afrikou a zároveň mezi dvěma zoogeografickými oblastmi, Palearktickou a Afro-tropickou (Etiopskou). Je proslulý svou bohatostí a endemicitou nejen mezi gekony, ale mezi šupinatými plazy obecně. Vedle impozantních endemických druhů v horách jsou i takové, které jsou hojně rozšířeny napříč celým Arabským poloostrovem (pan-arabské rozšíření) a z hlediska výzkumu zůstávají opomíjenými. Mezi arabskými gekony jsou ideálním příkladem gekoni rodu *Bunopus*, jejichž systematika a taxonomie je problematická, ačkoli se vyskytují široce po celém poloostrově.

Ve snaze odpovědět na otázku možné kryptické diverzity těchto gekonů na Arabském poloostrově byla zrekonstruována fylogenetická pozice více než 80 vzorků pokrývajících převážnou část arabského areálu rozšíření, na základě sekvencí fragmentů dvou mitochondriálních (12S rRNA a COI) a dvou jaderných (RAG2 a c-mos) genů. Pro vizualizaci genealogických vztahů byly ze sekvencí jaderných genů zrekonstruovány haplotypové sítě.

Výsledky fylogenetických analýz ukazují, že v porovnání s kryptickou diverzitou, jež byla dříve zjištěna na členitém území Íránu, je celý Arabský poloostrov obýván pouze dvěma liniemi, které v obou studovaných jaderných genech sdílí alely. Relativní genetickou homogenitu zástupců tzv. Arabského kladu lze vysvětlit jednak vysokou adaptací k aridnímu prostředí společně s jejich nízkými nároky na specifická stanoviště a též absencí geografických bariér, které by jim napříč poloostrovem bránily v šíření.

Tato práce je z hlediska taxonového pokrytí Arabského poloostrova doposud nejdetailnější a jako její autor se domnívám, že je krokem vpřed, který umožní odpovědět na otázky týkající se problematiky validity taxonu *Bunopus blanfordii* a celkové systematiky gekonů tohoto rodu.

Klíčová slova: Gekkota, Palearktičtí nahoprstí gekoni, biogeografie

ABSTRACT

The Arabian Peninsula represents a bridge between three continents and two major zoogeographic regions, the Palearctic and Afrotropical (Ethiopian). It is well known for its richness and endemism not only among geckos, but among squamate reptiles in general. Besides impressive endemic species located in the mountains, there are some, widely distributed across the entire Arabian Peninsula (pan-arabian distribution) and in terms of research they remain neglected. Among Arabian geckos, the genus *Bunopus* are an excellent example, whose systematics and taxonomy are quite problematic, albeit they are distributed across the entire peninsula.

In order to answer the question of possible cryptic diversity of these geckos in the Arabian Peninsula, phylogenetic position of more than 80 samples covering the vast part of their distribution range has been reconstructed based on two mitochondrial (12S rRNA and COI) and two nuclear markers (RAG2 and c-mos). Haplotype networks were reconstructed from nuclear markers in order to show genealogical relationships.

Results of the phylogenetic analyses presented herein show that cryptic diversity in the Arabian Peninsula is smaller in comparison to the one that was uncovered in the Iranian Plateau. Almost entire Arabian Peninsula is inhabited by two lineages only, which share alleles in both nuclear markers. Genetic homogeneity of so-called Arabian clade across the whole peninsula could be explained by high level of adaptation to arid environments together with low habitat preferences of these geckos and by absence of geographic barriers which allow them to spread across peninsula as well.

The work presented herein is the most detailed in terms of unprecedented taxon sampling across the entire Arabian Peninsula and as its author I believe that the work will be a step forward to answer the question of the taxonomic validity of *Bunopus blanfordii* and the whole systematics of the genus *Bunopus*.

Key words: Gekkota, Palearctic naked-toed geckos, biogeography

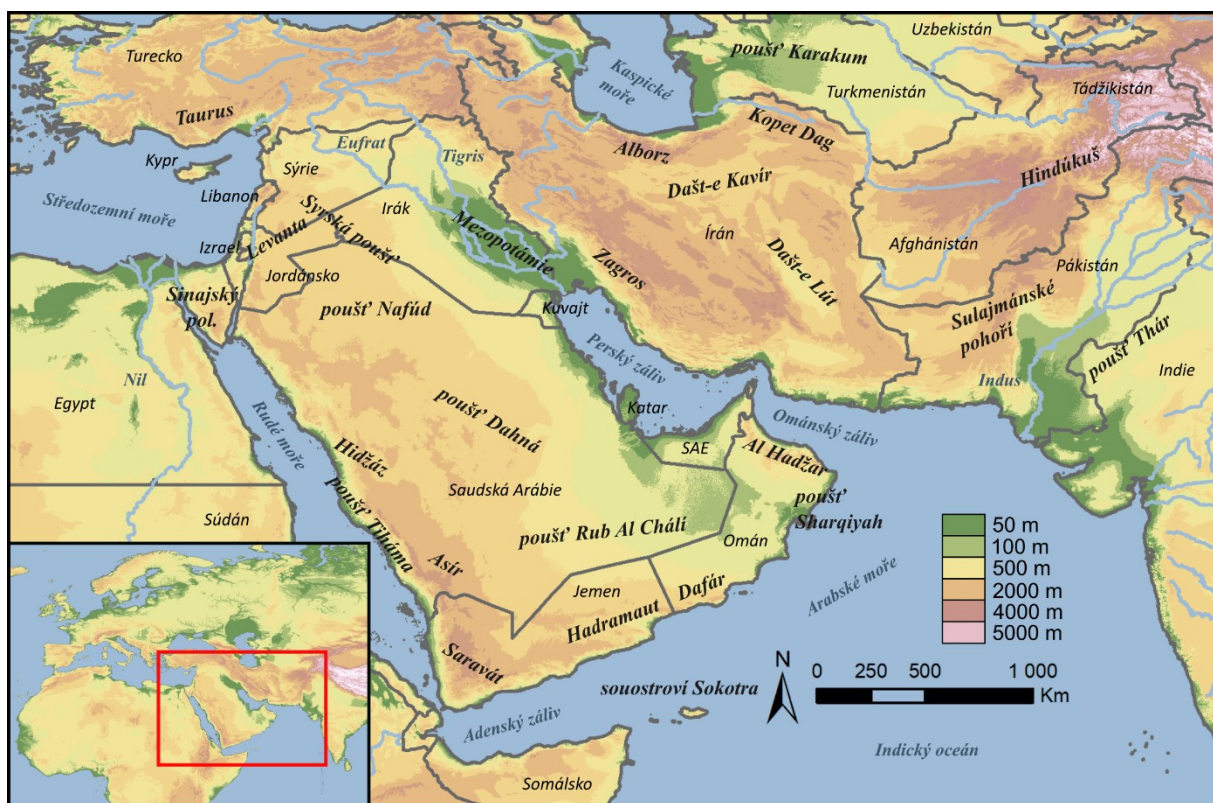
OBSAH

1.	Úvod.....	1
1.1	Fyzická geografie Arabského poloostrova a jeho geologická historie....	1
1.2	Biogeografie plazů Arabského poloostrova	3
1.3	Gekoni a jejich diverzita v aridních oblastech západního Palearktu.....	8
1.4	Palearktičtí nahoprstí gekoni	10
1.4.1	Fylogenetické vztahy palearktických nahoprstých gekonů.....	12
1.4.2	Fylogenetické vztahy v rámci rodu <i>Bunopus</i>	15
1.4.3	Taxonomie rodu <i>Bunopus</i>	16
1.4.4	Rozšíření rodu <i>Bunopus</i>	19
1.5	Cíle práce.....	20
2.	Materiál a metodika	21
2.1	Materiál	21
2.2	Izolace DNA.....	22
2.3	PCR a elektroforéza	23
2.4	Sekvence a alignment.....	24
2.5	Fylogenetické analýzy	25
2.5.1	Analýza maximální věrohodnosti (Maximum Likelihood)	25
2.5.2	Bayesovská analýza (Bayesian Inference)	25
2.6	Haplotypové sítě.....	27
3.	Výsledky	28
3.1	Výsledky fylogenetických analýz	30
3.1.1	Analýza maximální věrohodnosti (Maximum Likelihood)	30
3.1.2	Bayesovská analýza (Bayesian Inference)	31
3.2	Haplotypové sítě.....	34
4.	Diskuze a závěr	35
5.	Seznam použité literatury.....	40
6.	Přílohy	56

1. ÚVOD

1.1 Fyzická geografie Arabského poloostrova a jeho geologická historie

Arabský poloostrov, jež se rozprostírá na jihozápadě Asie, je co do rozlohy největším poloostrovem na světě. Plynule je spojen s Asií na severozápadě, a to oblastmi Levanty a na severu nížinnými oblastmi Mezopotámie. Od pobřežních oblastí Asie je dále oddělen Perským a Ománským zálivem. Mezi africkým kontinentem tvoří v současné době jediný pevninský most Sinajský poloostrov. Od zbytku Afrického kontinentu je na jihozápadě izolován Rudým mořem a na jihu Adenským zálivem (obr. 1).



Obr. 1 – Mapa Arabského poloostrova a přilehlých oblastí s nejdůležitějšími topografickými útvary (vytvořeno v programu ArcMap 10.6.1 a graficky upraveno v programu Inkscape).

Současný reliéf Arabského poloostrova vychází z geomorfologických změn, k nimž docházelo zejména v období oligocénu a miocénu během třetihor. Arabský poloostrov byl až do období oligocénu součástí Afrického kontinentu, kdy došlo k jeho odtržení. K odtržení Arabské litosférické desky, a tedy formování samotného poloostrova a k jeho izolaci Rudým mořem od afrického kontinentu došlo v souvislosti s posunem Africké litosférické desky přibližně před 25

miliony lety v oligocénu (Bosworth et al. 2005). Současně s těmito procesy docházelo k formování většiny horských masivů na Arabském poloostrově – pohoří Al Hadžar na severovýchodě nebo pohoří Hidžás, Asír a Saravát táhnoucí se souvisle podél Rudého moře až na nejjižnější cíp poloostrova (Bosworth et al. 2005; Kusky et al. 2005). Na jihozápadě poloostrova se vrcholy tohoto souvislého pásu pohoří tyčí do výšky až 3600 m n.m a dokonale tak izolují pobřežní oblasti, jako je poušť Tiháma táhnoucí se podél Rudého moře nebo nížinná poušť táhnoucí se podél pobřeží Arabského moře na jihovýchodě poloostrova (Davison et al. 1994; Edgell 2006).

V důsledku dalšího posunu a střetu arabské a asijské litosférické desky došlo na západě poloostrova ke vzniku Levantské příkopové propadliny neboli Levantského riftu. Tento příkop, který v oblasti Mrtvého moře představuje nejnižší položené místo na Zemi, se táhne od Turecka až na jih do Akabského zálivu v Rudém moři a představuje tak nejen západní hranici Arabského poloostrova, ale také důležitou biogeografickou bariéru (Disi et al. 1996; Dufresnes et al. 2019).

Na severu představují hranici poloostrova svahy pohoří Zagros, jež navazují na Mezopotámskou nížinu a k jejichž vyvrášení došlo v souvislosti se střetem Arabské a Eurasijské litosférické desky (Edgell 2006; Mouthereau 2011).

Perský a Ománský záliv oddělují Arabský poloostrov alespoň z části od zbytku asijské pevniny. Vlivem střídání období glaciálů a interglaciálů v pleistocénu docházelo ke kolísání hladiny moře a s tím k opakovanému vysychání Perského zálivu. Vzhledem k průměrné hloubce cca 35 m se předpokládá, že v období posledních glaciálů byla velká část tohoto zálivu nad hladinou moře, čímž vznikalo dočasné spojení Arabského poloostrova s pevninou na severu (Lambeck et al. 1996; Uchupi et al. 1999).

1.2 Biogeografie plazů Arabského poloostrova

Dnešní zastoupení diverzity šupinatých plazů Arabského poloostrova je výsledkem komplexních geomorfologických a klimatických změn, které zde a v jeho okolí probíhaly. V souvislosti s těmito změnami a postupnou izolací poloostrova od africké pevniny z jihu a částečně také asijské ze severovýchodu dochází k mísení afro-tropických, palearktických ale také orientálních prvků herpetofauny z okolních oblastí.

Překvapivé jsou samotné *in situ* (lokální) radiace a vysoká míra endemismu na druhové nebo dokonce rodové úrovni (např. Papenfuss et al. 2010; Šmíd et al. 2013; 2017; Mendes et al. 2018). Navzdory aridnímu klimatu s nedostatkem srážek patří drsné prostředí pouští a polopouští Arabského poloostrova z hlediska diverzity šupinatých plazů mezi nejbohatší biomy v západním palearktu (Arnold 1987; Sindaco & Jeremčenko 2008; Ficetola et al. 2018).

Separace Arabského poloostrova od afrického kontinentu Rudým mořem byla doprovázena četnými vikariančními událostmi. Řada studií využívající metod molekulárního datování divergence od afro-tropických předků s určitou mírou odchylky podporuje (Portik & Papenfuss 2012). Příkladem vikariantů z řad šupinatých plazů, kteří dnes obývají takřka totožné ekologické niky po obou březích Rudého moře, jsou např. zemní gekoni rodu *Stenodactylus* (Fujita & Papenfuss 2011; Metallinou et al. 2012), agamky rodu *Pseudotrapelus* (Tamar et al. 2016), trnorepi *Uromastix ornata* a *Uromastix ocellata* (Amer & Kumazawa, 2005; Tamar et al. 2017) nebo zmiže komplexů *Echis pyramidum* a *Echis coloratus* (Arnold et al. 2009; Pook et al. 2009).

Druhým scénářem, který rovněž podporují četné studie využívající metod molekulárního datování, je kolonizace Arabského poloostrova až po jeho separaci Rudým mořem prostřednictvím např. dočasných pevninských mostů v miocénu, plavby nebo nedávné antropogenně zprostředkované disperze (Portik & Papenfuss 2012). Příkladem lépe dokumentovaných kolonizátorů, jejichž fylogenetické vztahy reflektují africký původ, jsou např. kobry *Naja arabica*, želvy *Pelomedusa subrufa*, které pravděpodobně osídlily Arabský poloostrov přes jižní pevninský most v oblasti průlivu Bab Al Mandab (Trape et al. 2009; Vargas-Ramírez et al. 2010). U varanů *Varanus yemenensis* nebo zmijí *Bitis arietans* se na základě molekulárního datování předpokládá, že Rudé moře přeplavali (Portik & Papenfuss 2012; Barlow et al. 2013).

Fylogenetické vztahy nastiňují, že k disperzím patrně docházelo také obráceně. Příkladem mohou být gekoni rodu *Pristurus* nebo někteří zástupci aridního kladu gekonů rodu *Hemidactylus*, kteří kolonizovali břehy Afrického rohu z Arabského poloostrova (Papenfuss et al. 2009; Šmíd et al. 2013).

Západní hranici Arabského poloostrova včetně jeho tektonického podloží a s ním také hranici rozšíření řady arabských taxonů představuje již zmíněný Levantský rift. Jde o západní hranici rozšíření převážně psamofilních gekonů *Stenodactylus doriae*, arabských populací gekonů *Bunopus tuberculatus sensu lato* nebo zmijí *Cerastes gasperettii* (Werner 1987; Sindaco & Jeremčenko 2008; Sindaco et al. 2013). Během miocénu sehrála tato biogeografická bariéra patrně také svou roli při speciačních událostech gekonů druhového komplexu *Hemidactylus turcicus* a vedle šupinatých plazů také u obojživelníků, konkrétně rosniček *Hyla savignyi* a *Hyla felixarabica* (Gvoždík et al. 2010; Moravec et al. 2011; Dufresnes et al. 2019).

Řada taxonů na Arabském poloostrově je původem z centrální Asie. Odtud kolonizovali Arabský poloostrov ze severu například trnorepi rodu *Uromastyx* nebo ještěrky rodu *Mesalina* (Tamar et al. 2017; Simó-Riudalbas et al. 2019). Také gekoni druhu *Cyrtopodion scabrum* nebo arabské populace gekonů *Bunopus tuberculatus sensu lato*, jež patří mezi klad palearktických nahoprstých gekonů, vykazují fylogenetickou afinitou irano-turanský původ (Červenka et al. 2008; Bauer et al. 2013; Agarwal et al. 2014; Machado et al. 2018).

Kolísání hladiny moře v Perském zálivu a jeho opakované vysychání patrně umožnilo přechod dalších irano-turanských a arabských taxonů mezi Arabským poloostrovem a Asií. Mezi takové taxony patří gekoni rodu *Teratoscincus*, jež jsou ve valné většině zastoupeni několika druhy v Íránu a centrální Asii, ale rovněž na Arabském poloostrově, a to v Kataru či Spojených arabských emirátech (Sindaco & Jeremčenko 2008; Nazarov et al. 2017). Také gekoni rodu *Pristurus* patrně kolonizovali íránské břehy z Arabského poloostrova (Badiane et al. 2014; Saberi-Pirooz et al. 2019). Fylogenetickou afinitu k irano-turanské herpetofauně a patrně reliktní výskyt vykazují zmije *Pseudocerastes persicus* izolované v pohoří Al Hadžar na severovýchodě poloostrova (de Pous et al. 2016a). Také agamky rodu *Phrynocephalus* či hroznýšci rodu *Eryx* jsou společnými prvky arabské a irano-turanské oblasti (Gardner 2013). Jejich fylogenetické vazby a biogeografická historie nám ale nejsou dosud zcela známy.

Arabský poloostrov se vyznačuje vysokou mírou endemismu a biodiverzity šupinatých plazů. Hlavními třemi centry zdejšího endemismu a biodiverzity (tzv. hotspoty) jsou oblasti jihozápadu poloostrova, dále pohoří Dafár na západě a pohoří Al Hadžar na severovýchodě poloostrova (Carranza et al. 2018; Ficetola et al. 2018). V oblasti na jihozápadě poloostrova je hlavním rezervoárem endemismu jednak pás pohoří Hidžás, Asír a Saravát, která představují centrum endemismu a radiace mnoha druhů gekonů rodu *Hemidactylus* (Šmíd et al. 2013; 2017), a jednak pouště na pobřeží Rudého a Arabského moře v Jemenu (Arnold & Leviton, 1977). Tato pohoří vhodným klimatickým prostředím zároveň posloužila jako migrační koridor a refugium mediteránním taxonům, rozšířeným nejdále na jih nejbliž v oblasti Levantu, například chameleonů rodu *Chamaeleo* nebo rosniček *Hyla felixarabica* (Macey et al. 2008; Gvoždík et al. 2010). Endemickými zástupci pobřežní pouště Tiháma jsou například scink *Scincus hemprichii*, dvouplaz *Agamodon arabicus*, gekon *Stenodactylus yemenensis* nebo zmije *Cerastes cerastes hoofieni* (Arnold & Leviton, 1977; Sindaco & Jeremčenko 2008; Metallinou et al. 2012; Sindaco et al. 2013).

Pohoří Dafár v jižním Ománu představuje nejsevernější výskyt afro-tropických prvků na Arabském poloostrově. V rozšíření dále na sever a na západ jim efektivně brání písečná poušť Rub Al Chálí. Typickými afro-tropickými taxony jsou, kromě již zmíněných kober, chameleonů nebo zmijí rodu *Bitis*, například agamy rodu *Acathecercus* nebo zemězmijové rodu *Atractaspis* (Carranza et al. 2018; Portillo et al. 2019). I zde se vyskytuje řada endemických druhů, s fylogenetickými vazbami na blízké příbuzné ale izolované druhy v pohoří Al Hadžar, například gekoni *Trachydactylus spatulurus*, *Tropicolotes confusus*, *Ptyodactylus dhofarensis* nebo agamky *Pseudotrapelus dhofarensis* (Carranza et al. 2018; Machado et al. 2018). Za zmínku hodným druhem, ovšem zde nepůvodním, je lepoještěr *Calotes versicolor* původem z orientální oblasti, který se však v osmdesátých letech minulého století stal díky antropogenně zprostředkované introdukci součástí zdejší herpetofauny (Gardner 2013).

Pohoří Al Hadžar na severovýchodě poloostrova představuje třetí centrum endemismu a biodiverzity. Mezi zdejší endemity patří například gekon *Trachydactylus hajarensis*, ještěrky rodu *Omanosaura* s pouhými dvěma rozeznávanými druhy *Omanosaura jayakari* a *Omanosaura cyanura* (de Pous et al. 2016b; Mendes et al. 2018), zmije *Echis omanensis*, kryptické diverzity gekonů rodu *Pristurus*, sedm druhů gekonů rodu *Asaccus* nebo zmije

Pseudocerastes persicus (de Pous et al. 2016a; Carranza et al. 2018). Poslední dva zmíněné rody jsou subendemické a jejich zástupci se vyskytují rovněž v pohoří Zagros.

Také nejmenší arabská poušť Sharqiyah (Ramlat Al Wahiba či Wahibská poušť) v nejvýchodnější části poloostrova má mezi šupinatými plazy své endemity. Došlo zde k izolaci psammofilních druhů, jako je gekon *Trigonodactylus sharqiyahensis* nebo agamka *Phrynocephalus sakoi* (Metallinou & Carranza 2013; Melnikov et al. 2015).

Pozoruhodnou oblastí, která má nejen historické vazby k Arabskému poloostrovu, a tedy také stojí za zmínku, je souostroví Sokotra, které se nachází přibližně 230 km východně od pobřeží Afrického rohu a 350 km jihovýchodně od pobřeží Jemenu. Souostroví bylo dříve součástí Arabského poloostrova, než došlo k jeho odtržení od pevniny dnešního Ománu asi před 20 miliony lety v období miocénu (Fleithmann et al. 2004). Všechny druhy tamních šupinatých plazů, s výjimkou dvou člověkem introdukovaných druhů gekonů rodu *Hemidactylus*, jsou endemické pro toto souostroví. Za zmínku stojí endemický rod gekonů *Haemodracon* nebo dva endemické rody hadů *Ditypophis* a *Hemerophis* (Razzetti et al. 2011).

U řady taxonů nejen z řad šupinatých plazů, střetávajících se na Arabském poloostrově, byly definovány tzv. chorotypy neboli vzory geografického rozšíření, jako je například saharo-arabský, saharo-sindský, saharo-sahelo-sindský, saharo-turano-sindský apod. (Vigna Taglianti et al. 1999; Sindaco & Jeremčenko 2008). Tzv. Saharo-arabský region bývá někdy vyčlenován z původní Wallaceovy palearktické oblasti jako samostatná oblast na základě fylogenetické afinity velkého množství taxonů z řad obojživelníků, savců a ptáků oblastí severní Afriky a Blízkého a Středního Východu (Holt et al. 2013).

Vedle endemických taxonů, které jsou rozhodně pozoruhodné a většinou také terčem ochrannářských aktivit, je třeba zmínit i ty zdánlivě běžné, ovšem stejně zajímavé a často v molekulárně fylogenetických pracích opomíjené taxony arabské herpetofauny. Mezi právě tyto aridně přizpůsobené druhy patří i arabské populace gekonů *Bunopus tuberculatus sensu lato*, gekoni rodu *Stenodactylus*, varan *Varanus griseus*, ale také řada druhů hadů, jako je štíhlovka *Platycephalus rhodorachis*, užovka *Spalerosophis diadema*, užovka *Lytorhynchus diadema*, šípovec *Psammophis schokari*, širohlavec *Malpolon moilensis*, hroznýšek *Eryx jayakari*, zmije *Echis coloratus* nebo *Cerastes gasperetti*. Zmíněné druhy jsou široce rozšířeny

napříč celým Arabským poloostrovem a mají tedy tzv. pan-arabské rozšíření (Sindaco & Jeremčenko 2008; Sindaco et al. 2013).

1.3 Gekoni a jejich diverzita v aridních oblastech západního Palearktu

Gekoni (infrařád Gekkota) patří k druhově velmi početné, velmi diverzifikované a geograficky široce rozšířené linii terestrických obratlovců (Bauer 2013). Zastoupení více než 1950 popsány mi druhy v 124 rodech tvoří gekoni téměř jednu třetinu (30 %) známých druhů ještěřů a téměř jednu pětinu (18 %) známých druhů šupinatých plazů (Squamata) (Uetz et al. 2020a; 2020b).

Podle rozsáhlých fylogenetických a fylogenomických analýz jsou gekoni, s výjimkou beznohých šupinatých plazů čeledi Dibamidae, sesterskou linií všech zbylých šupinatých plazů (Pyron et al. 2013; Zheng & Wiens 2016). Jedná se o starobylou linii, jejíž stáří dokládá nejstarší známá fosilie z křídý (Arnold & Poinar 2008). Molekulárně se však vznik gekonů datuje ještě dříve, a to na konci triasu (Zheng & Wiens 2016).

Systematika gekonů byla po dlouhou dobu předmětem studia (např. Underwood 1954; Kluge 1967, 1987). Historicky byla založena převážně na morfologii končetin a prstů, což dokládá i množství rodových jmen s kořenem '-dactylus' (z lat. dactylus = prst) (Bauer & Russell 1991). Zásadně pak systematiku gekonů ovlivnil příchod moderních molekulárně fylogenetických metod (jedny z prvních prací např. Han et al. 2004; Feng et al. 2007). V současné době je vyšší systém ustálen a infrařád Gekkota je na základě molekulárních dat členěn do sedmi monofyletických kladů, respektive čeledí a to Carphodactylidae, Pygopodidae, Diplodactylidae, Sphaerodactylidae, Eublepharidae, Phyllodactylidae a Gekkonidae (Gamble et al. 2012; Pyron et al. 2013; Zheng & Wiens 2016).

Zatímco rozšíření čeledí Carphodactylidae, Pygopodidae a Diplodactylidae je omezeno na Australskou zoogeografickou oblast, včetně Nového Zélandu a souostroví Nové Kaledonie, ostatní čeledi jsou hojně zastoupeny téměř po celém Starém světě a řadě zástupců z těchto čtyř čeledí se v historii podařilo kolonizovat Nový svět, ať už přirozenou či antropogenní cestou (Gamble et al. 2011; Bauer 2013). Ačkoli je nejvyšší druhová diverzita gekonů zastoupena v tropických oblastech, v rámci západního palearktu gekoni dosahují nejvyšší diverzity právě v oblastech Blízkého a Středního východu (Uetz et al. 2020b).

V západním palearktu v druhové diverzitě gekonů dominuje Írán s 69 druhy (Uetz et al. 2020b). Ty jsou zde zastoupeny ve všech čtyřech čeledích, Eublepharidae, Gekkonidae, Phyllodactylidae a Sphaerodactylidae (Šmíd et al. 2014; Safaei-Mahroo et al. 2015). Gekoni

v druhové diverzitě ještěřů dále dominují např. v Pákistánu (Khan 2002) nebo v zemích Arabského poloostrova, jako Omán nebo Spojené arabské emiráty (Carranza et al. 2018; Burriel-Carranza et al. 2019).

Pokud svůj zájem zaměříme pouze na Arabský poloostrov, v posledních deseti letech se systematice, biogeografii a evoluci zdejších šupinatých plazů (Squamata), kteří představují v semiaridních a aridních oblastech jihozápadní Asie druhově nejpočetněji zastoupenou skupinu obratlovců, věnovali a stále intenzivně věnují herpetologové (např. publikace týmu Dr. Salvadora Carranzy [Institut de Biologia Evolutiva, Barcelona], mezi mnoha např. Carranza & Arnold 2006; 2012; Carranza et al. 2018; Burriel-Carranza et al. 2019).

Výzkum evoluce, biogeografie a systematiky gekonů se na Arabském poloostrově zaměřil právě na čeledi Gekkonidae, Phyllodactylidae a Sphaerodactylidae, v nichž gekoni oblastem druhově dominují. Mezi nejlépe studované rody oblasti Arabského poloostrova, což dokládá i množství zaměřených publikací, patří rod *Hemidactylus*, který je po rodu *Cyrtodactylus* druhově nejpočetnějším rodem čeledi Gekkonidae a gekonů na světě vůbec (např. Carranza & Arnold 2006; 2012; Šmíd et al. 2013; 2015; 2017). Výzkumu dalších rodů čeledi Gekkonidae na Arabském poloostrově se bude věnovat následující kapitola.

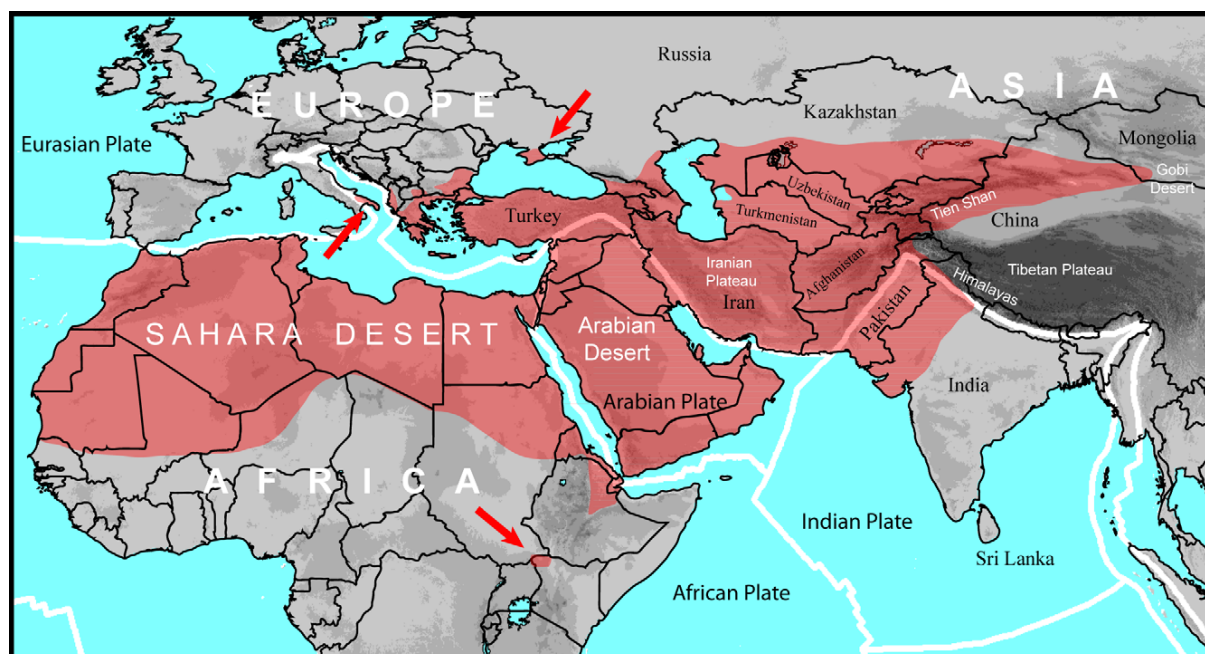
Z čeledi Phyllodactylidae byla pozornost věnována rupikolním gekonům rodů *Ptyodactylus* a *Asaccus*. Zatímco gekoni rodu *Ptyodactylus* zasahují ze západní Afriky až na nejvýchodnější cíp Arabského poloostrova (Nazarov et al. 2013; Metallinou et al. 2015; Simó-Riudalbas et al. 2017a), gekoni rodu *Asaccus* jsou endemity pohoří Al Hadžar a Zagros (Papenfuss et al. 2010; Carranza et al. 2016; Simó-Riudalbas et al. 2017b; Tamar et al. 2018).

Z čeledi Sphaerodactylidae byla pozornost zaměřena na systematiku a fylogenezi diurnálních a heliotermních gekonů rodu *Pristurus* (Badiane et al. 2014; Garcia-Porta et al. 2017; Saberi-Pirooz et al. 2019; Tamar et al. 2019).

1.4 Palearktiční nahoprstí gekoni

Gekoni jsou známí především pro svou schopnost pohybovat se vertikálně po hladkém povrchu díky adhezivním lamelám (angl. adhesive subdigital pads). Přestože je tento evoluční trend přítomen asi u 60 % známých druhů, na základě fylogenetických rekonstrukcí ancestrálních (původních) stavů se předpokládá, že nejbližší předek všech recentních zástupců adhezivní lamely neměl a v evoluci gekonů docházelo opakovaně k jejich získání a zpětné ztrátě. Nahoprstost jako ancestrální formu znaku nalezneme v několika liniích, a to u všech zástupců čeledí Pygopodidae, Carphodactylidae a Eublepharidae (Gamble et al. 2012).

Jedna z linií, u níž lze nahoprstost také nalézt, je klad takzvaných palearktických nahoprstých gekonů (angl. Palearctic naked-toed geckos), která patří do druhově nejpočetnější čeledi Gekkonidae (Gamble et al. 2012; Bauer 2013). Tato skupina zahrnuje přibližně okolo 100 druhů, víceméně souvisle rozšířených od západu severní Afriky, přes jihozápadní a střední Asii, až do severovýchodní Indie, severozápadní Číny a jižního Mongolska (obr. 2, Bauer et al. 2013).



Obr. 2 – Červená barva znázorňuje rozšíření palearktických nahoprstých gekonů. Tmavší odstíny šedé znázorňují vyšší nadmořskou výšku (Bauer et al. 2013).

Převážně z důvodu morfologické podobnosti končetin, stupně tuberkulace šupin a řady dalších znaků, které se napříč rody překrývají, bývala řada taxonů této skupiny opakovaně přerazována z jednoho rodu do jiného, přičemž vznikl dle Bauera et al. (2013) naprostý taxonomický chaos.

Míru vědeckého poznání zástupců této skupiny zásadně ovlivňuje také politická nestabilita a nedostupnost oblastí jejich rozšíření (občanská válka v Jemenu, Sýrii či Iráku) (Fujita & Papenfuss 2011; de Pous et al. 2016b). Validita mnoha druhů, známých jen z několika exemplářů, zůstává i nadále předmětem diskuzí a dalšího šetření (Szczerbak & Golubev 1996; Anderson 1999).

Společným morfologickým znakem pro všechny palearktické nahoprsté gekony je absence adhezivních lamel na člancích prstů (Szczerbak & Golubev 1996; Gamble et al. 2012; Bauer et al. 2013). Dalším pojítkem je jejich rozšíření. Naprostá většina těchto gekonů je rozšířena v aridních a semiaridních oblastech, přičemž takřka všichni mají noční, případně soumráchnou aktivitu (Bauer et al. 2013, Gamble et al. 2015).

Tradičně jsou do skupiny palearktických nahoprstých gekonů řazeny rody *Agamura*, *Altiphylax*, *Bunopus*, *Crossobamon*, *Cyrtopodion*, *Mediodactylus*, *Pseudoceramodactylus*, *Rhinogekko*, *Stenodactylus*, *Tenuidactylus*, *Trachydactylus*, *Trigonodactylus*, *Tropicolotes* (Bauer et al. 2013; aktualizováno na základě taxonomických změn dle Uetz et al. 2020a). Dva rody *Alsophylax* a *Microgecko*, jejichž zástupci adhezivní lamely postrádají a tradičně se sem také řadí, součástí monofyletického kladu palearktických nahoprstých gekonů podle molekulárně fylogenetických studií nejsou (Gamble et al. 2012; Bauer et al. 2013; Pyron et al. 2013).

S pokrokem a využitím molekulárně fylogenetických metod se zejména v posledním desetiletí řada autorů na tuto skupinu zaměřila s cílem odpovědět na otázky týkající se systematiky, biogeografické historie a uvést chaotickou taxonomii do pořádku. Mezi ty lépe poznané bychom mohli zařadit klad rodů se saháro-arabským rozšířením zahrnující blízce příbuzné rody *Stenodactylus* (Fujita & Papenfuss 2011; Metallinou et al. 2012, drobné gekony rodu *Tropicolotes* (Machado et al. 2018), monotypický rod *Pseudoceramodactylus* (Metallinou et al. 2014) a *Trigonodactylus* (Metallinou & Carranza 2013; Nazarov et al. 2018).

V posledních několika letech byla pozornost zaměřena na systematiku dvou rodů se sindo-irano-turanským rozšířením, donedávna monotypických, a to rody *Agamura* a *Rhinogekko* (Hosseini Yousefkhani et al. 2017; 2018; 2019).

Systematika a taxonomie rodů *Cyrtopodion*, *Mediodactylus* a *Tenuidactylus* zůstává nadále problematická (např. Krysko et al. 2007; Červenka et al. 2008; Bauer et al. 2013; více v kapitole

Fylogenetické vztahy palearktických nahoprstých gekonů). Tyto tři rody dohromady zahrnují okolo 50 druhů (Uetz et al. 2020a). Několik dalších druhů těchto rodů bylo nově popsáno pouze na základě morfologických znaků (např. Nazarov et al. 2007; 2009; 2011; 2012), avšak v robustních molekulárně fylogenetických analýzách bylo zahrnuto naprosté minimum z nich (Bauer et al. 2013; Machado et al. 2018). Stavu poznání nepřispívá ani fakt, že řada z nich je známa pouze z typových či několika málo dalších lokalit (Šmíd et al. 2014).

Je tedy více než pravděpodobné, že zde bude v budoucnu docházet k dalším taxonomickým změnám, jak již předpověděl Bauer (2013).

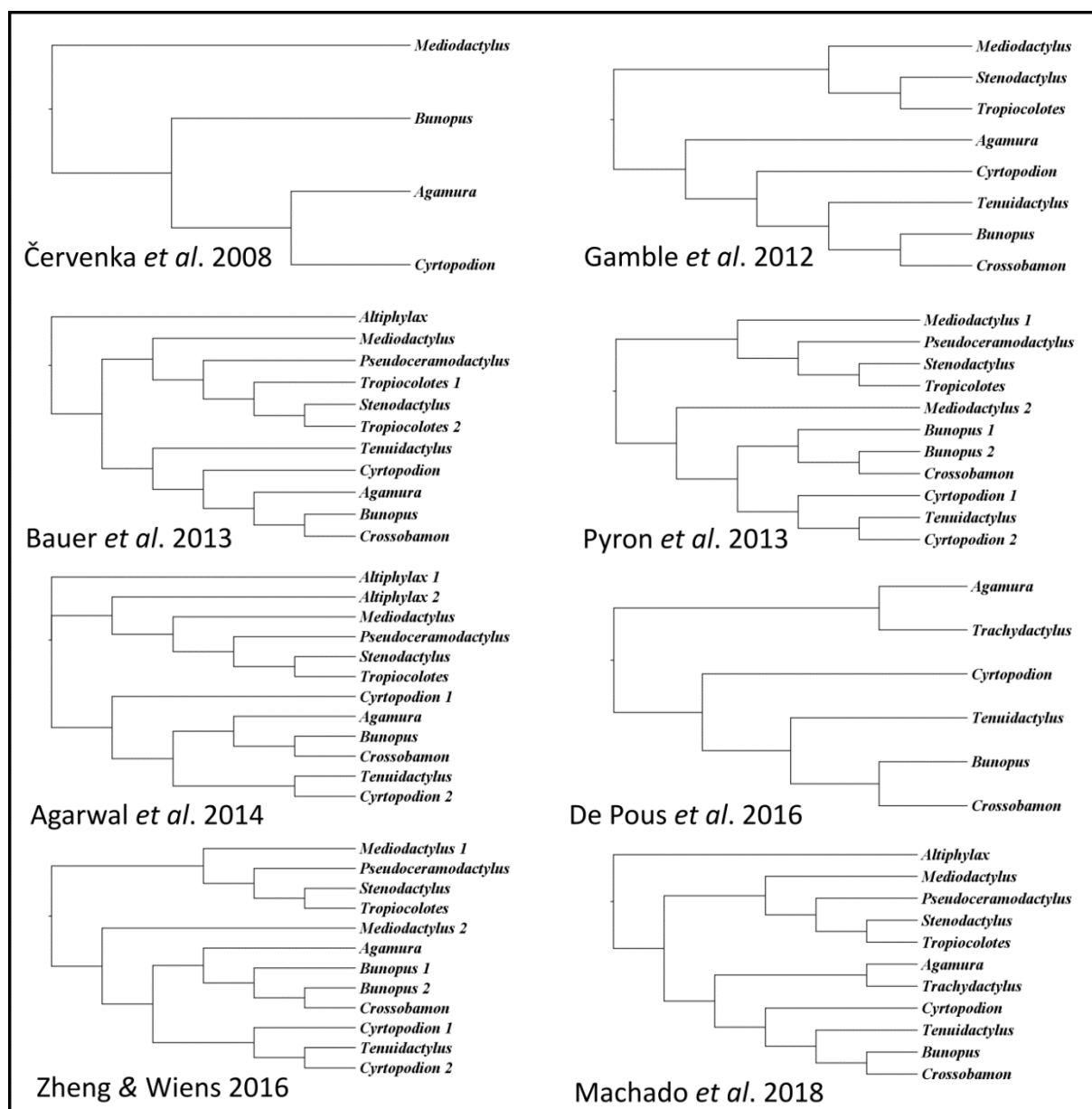
Situaci poněkud komplikují nové objevy a deskripce druhů, ba dokonce i rodů (*Parsigecko ziaiei*), jejichž fylogenetické vztahy jsou zcela neznámé a materiál je zpravidla špatně dostupný či k molekulárnímu zpracování nevhodný (Safaei-Mahroo et al. 2016; Machado et al. 2018).

1.4.1 Fylogenetické vztahy palearktických nahoprstých gekonů

Studii, zabývající se fylogenetickými vztahy palearktických nahoprstých gekonů rekonstruovanými na základě molekulárních dat (mitochondriální = mtDNA i jaderné = nDNA) se v posledním desetiletí objevila řada (např. Gamble et al. 2012; Bauer et al. 2013; de Pous et al. 2016b; Machado et al. 2018). V rámci Gekkota a čeledi Gekkonidae představují palearktičtí nahoprstí gekoni sesterský klad rodů *Hemidactylus* a *Cyrtodactylus* (Gamble et al. 2012; Pyron et al. 2013; Zheng & Wiens 2016).

Na obr. 3 jsou znázorněny schématické topologie fylogenetických vztahů palearktických nahoprstých gekonů chronologicky dle různých autorů. Ačkoli se počet vybraných taxonů a zkoumaných genů často mezi autory liší a výsledky analýz se vždy neshodují vzájemnými vztahy některých rodů, ve většině prací je totožná topologie dvou hlavních kladů. Rody *Mediodactylus*, *Pseudoceramodactylus*, *Stenodactylus sensu lato* (tedy včetně rodu *Trigonodactylus*) a *Tropicolotes* zpravidla tvoří společný klad se saharno-arabským rozšířením. Kromě rodů *Mediodactylus* nebo *Tropicolotes* jsou zpravidla všechny rody tohoto kladu opakovaně shledány jako monofyletické (např. Bauer et al. 2013; Pyron et al. 2013; Zheng & Wiens 2016). Rody *Agamura*, *Bunopus*, *Crossobamon*, *Cyrtopodion* a *Tenuidactylus* zpravidla tvoří druhý klad. Uvnitř tohoto kladu je vzájemné postavení rodů často konfliktní, co se monofýlie týče (např. Pyron et al. 2013; Agarwal et al. 2014; Zheng & Wiens 2016;). Konflikt monofýlie se často objevuje v pracích s větším taxonovým pokrytím. Zatímco Macey et al.

(2000) nebo Červenka et al. (2008) považují rody *Cyrtopodion* nebo *Mediodactylus* za monofyletické, v novějších pracích s větším taxonovým pokrytím, tyto rody jako monofyletické shledány nejsou (např. Pyron et al. 2013; Agarwal et al. 2014; Zheng & Wiens



Obr. 3 – Schématické zobrazení fylogenetických vztahů palearktických nahoprstých gekonů s rozdílným taxonovým pokrytím dle různých autorů.

2016). Jak již bylo zmíněno v předešlé kapitole, jedná se o druhově početné rody s problematickou taxonomií, přičemž molekulárně fylogenetickým analýzám nebyly podrobeny zdaleka všichni z nich.

Výsledky publikované Červenkou et al. (2008) jsou zároveň jednou z prvních studií zabývajících se molekulárně fylogenetickými vztahy palearktických nahoprstých gekonů. Autoři zrekonstruovali vztahy 13 zástupců rodů *Cyrtopodion*, *Agamura* a *Bunopus* studiem dvou mtDNA markerů. Jejich výsledky ukázaly, že rody *Agamura* a *Cyrtopodion* tvoří společně sesterskou skupinu rodu *Bunopus*. Gamble et al. (2012) zrekonstruovali vztahy se zastoupením více rodů. Výsledky na základě studia jednoho mtDNA a pěti nDNA markerů ukázaly, že rod *Crossobamon* je sesterský rodu *Bunopus* a tyto dva rody tvoří sesterskou skupinu rodu *Tenuidactylus*. Výsledky, které publikovali Bauer et al. (2013) založené na studiu jednoho mtDNA a dvou nDNA markerů, ukázaly shodnou topologii, co se vztahu rodů *Crossobamon* a *Bunopus* týče. Nicméně vztahy těchto dvou rodů s rody *Agamura*, *Cyrtopodion* a *Tenuidactylus* se od výsledků předchozí studie liší.

Rovněž postavení rodu *Altiphylax* není zcela jednoznačné. Přestože se tento rod častěji objevuje v sesterském postavení všem ostatním rodům ze skupiny (např. Bauer et al. 2013; Machado et al. 2018), Agarwal et al. (2014) jej shledávají parafyletickým. Rody *Agamura* a *Trachydactylus* jsou shledány jako sesterské (de Pous et al. 2016b; Machado et al. 2018).

Molekulárně fylogenetická studie tzv. pavoučích gekonů s irano-turanským rozšířením (rody *Agamura*, *Rhinogekko* a komplex "*Cyrtopodion*" *agamuroides*) na základě studia dvou mtDNA a jednoho nDNA markeru ukázala, že rod *Agamura* je blízce příbuzný kladu druhového komplexu "*Cyrtopodion*" *agamuroides*, přičemž rod *Rhinogekko* je těmito dvěma rodům sesterský (Hosseini Yousefkhani et al. 2019).

Ve všech molekulárně fylogenetických analýzách, v nichž byli zástupci rodů *Crossobamon* a *Bunopus* použiti, byly tyto rody vícekrát potvrzeny jako blízce příbuzné (Gamble et al. 2012; Metallinou et al. 2012; Bauer et al. 2013; de Pous et al. 2016b; Machado et al. 2018). Stejnou hypotézu vyslovil již dříve na základě morfologických znaků Anderson (1999). Některé dřívější fylogenetické hypotézy stavějící na morfologických znacích řadily rod *Crossobamon* zejména díky přizpůsobení prstů společnému psammofilnímu způsobu života do blízkého vztahu rodu *Stenodactylus* (Szczerback & Golubev 1996), což bylo později na základě molekulárně fylogenetické studie zamítnuto (Metallinou et al. 2012).

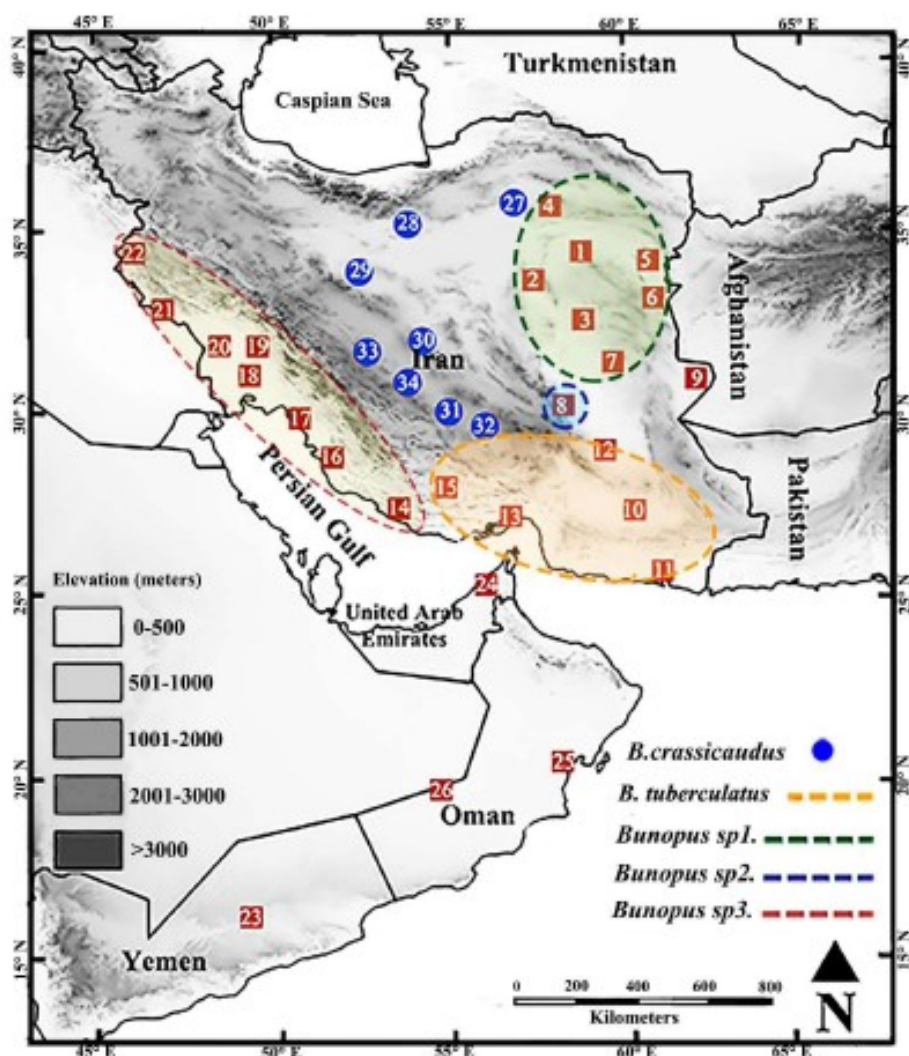
Některé studie ovšem poukázaly na možnou parafýlii rodu *Bunopus*, kdy byl rod *Crossobamon* zastoupený druhem *Crossobamon orientalis* vnořen uvnitř rodu *Bunopus* (např. Pyron et al. 2013; Agarwal et al. 2014; Zheng & Wiens 2016).

1.4.2 **Fylogenetické vztahy v rámci rodu *Bunopus***

Molekulárně fylogenetickými vztahy v rámci rodu *Bunopus* se poprvé zabývali Červenka et al. (2008) a poukázali na možnou parafýlii druhu *Bunopus tuberculatus*. Ve výsledcích jejich analýz byl iránský endemit *Bunopus crassicauda* vnořen uvnitř *Bunopus tuberculatus*. Samotný *Bunopus crassicauda* byl ve výsledcích jejich analýz shledán jako sesterský k populaci *Bunopus tuberculatus* z centrálního Íránu. Genetické distance mtDNA genů mezi těmito populacemi z centrálního Íránu a ostatními populacemi z Kuvajtu, Sýrie a jihovýchodního Íránu byly srovnatelné s distancemi mezi populacemi z jihovýchodního Íránu a druhem *Bunopus crassicauda*.

de Pous et al. (2016b) na základě molekulárně fylogenetické a morfologické revize, odstranili problém polyfýlie rodu *Bunopus* vzkříšením rodu *Trachydactylus* pro dva výlučně arabské taxony "*Bunopus*" *spatalurus* a "*Bunopus*" *hajarensis*. Rovněž ukázali, že je druh *Bunopus tuberculatus* parafyletický vzhledem k druhu *Bunopus blanfordii*. Vnoření druhu *Bunopus blanfordii* uvnitř *Bunopus tuberculatus* ukazuje také další práce stejného týmu autorů (Machado et al. 2018). V prozatím nejdetailnější studii, co se ovzorkovaných populací rodu týče, Khosravani et al. (2017) použili metodu DNA barkodingu a zrekonstruovali fylogenetické vztahy na základě mtDNA genu cytochrom c oxidázy podjednotky I (zkr. COI). Tato studie nejen podpořila předešlá zjištění Červenky et al. (2008) o parafýlii a možné kryptické diverzitě uvnitř taxonu *Bunopus tuberculatus*, ale odhalila možnou přítomnost až tří nových kandidátských druhů na území Íránu (obr. 4) – *Bunopus sp. 1* (provincie Chorásán Razaví a Jižní Chorásán), *Bunopus sp. 2* (provincie Kermán), *Bunopus sp. 3* (provincie Fárs, Búšehr, Chúzistán, Kermánšáh a Ílám a v jihozápadním podhůří pohoří Zagros). Samotný rod *Bunopus* je ve výsledcích jejich fylogenetických analýz tvořen dvěma klady A a B. Silně podpořený klad A představují kandidátské druhy *Bunopus sp. 1* a *Bunopus sp. 2*, které jsou sesterské k druhu *Bunopus crassicauda*. Klad B, jehož podpora je slabá, představují kandidátský druh *Bunopus sp. 3* a klad představovaný arabskými populacemi, které jsou sesterské k druhu *Bunopus tuberculatus sensu stricto* z jihovýchodního Íránu. Vnitřní vztahy klady jsou však silně podpořeny. Klad těchto tří taxonů je sesterský k druhu *Crossobamon eversmanni*. Arabské

populace, které byly představovány vzorky původem z Ománu, Spojených arabských emirátů a Jemenu, představují monofyletickou skupinu a patrně další kryptický taxon a čtvrtý kandidátský druh. Klad, který představují arabské populace, je sesterský kladu kandidátského druhu označeného jako *Bunopus* sp. 3 z jihozápadního a západního Íránu (Khosravani et al. 2017).



Obr. 4 – Mapa ovzorkovaných lokalit rodu *Bunopus* a rozšíření kandidátských druhů na území Íránu (Khosravani et al. 2017).

1.4.3 Taxonomie rodu *Bunopus*

Mezinárodní databáze druhů plazů rozeznává v současné době tři druhy rodu *Bunopus*, *Bunopus blanfordii* STRAUCH, 1887, *Bunopus crassicauda* NIKOLSKY, 1907 a *Bunopus tuberculatus* BLANFORD, 1874 (Uetz et al. 2020a).

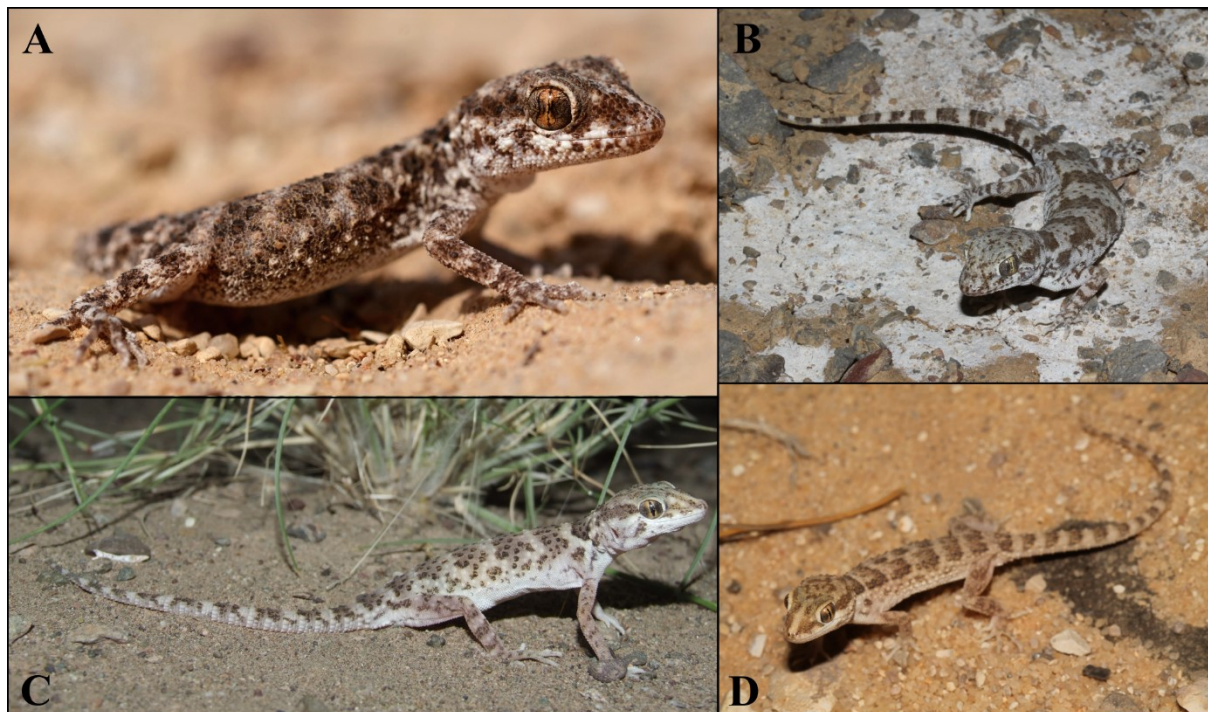
Typovým druhem rodu je *Bunopus tuberculatus* popsáný z Persie (Sindaco & Jeremčenko 2008; Šmíd et al. 2014). Smith (1935) upřesnil typovou lokalitu druhu na Balúčistán. Později Szczerback & Golubev (1996) ustanovili lektotyp, jehož typovou lokalitou je okolí města Bampur íránské provincie Sistán a Balúčistán.

Schmidt (1939) vznesl obavy, že je nepravděpodobné, aby populace druhu *Bunopus tuberculatus* nevykazovaly žádnou míru variability na tak rozsáhlém areálu rozšíření. Později i další autoři jako např. Arnold (1980), Leviton et al. (1992) nebo Szczerback & Golubev (1996) vznesli obavy, zda jsou populace z Arabského poloostrova konspecifické s populacemi v Íránu, Afghánistánu či Pákistánu. Szczerback & Golubev (1996) například uvádějí, že přestože jsou v rámci druhu populace morfologicky spíše uniformní, existuje určitý geografický vzorec z východu na západ, co se tendence kýlnatění šupin týče. Větší míru kýlnatění tuberkulovitých šupin nebo vyšší počet preanálních pórů uvádějí také Anderson (1999) nebo Khosravani et al. (2015) pro západní íránské populace. Celková velikost těchto gekonů se v dospělosti pohybuje do 130 mm (Szczerback & Golubev 1996; Arnold 1980). Charakteristickým pohlavně dimorfním znakem je přítomnost preanálních pórů u samců a jeho absence u samic (Szczerback & Golubev 1996; Anderson 1999). Komparativní analýza morfologických znaků několika populací napříč územím Íránu identifikovala až osm operačních taxonomických jednotek (OTU) (Khosravani et al. 2015), které více či méně korespondují s později zjištěnými kandidátskými druhy identifikovanými pomocí metody DNA barkodingu (Khosravani et al. 2017).

Několik jedinců z rozsáhlého areálu rozšíření rodu *Bunopus* je zobrazeno na fotografiích na obrázcích 5A-D.

Leviton & Anderson (1967) popsali ze Spojených arabských emirátů druh *Bunopus abudhabi*. Ten byl později synonymizován s druhem *Bunopus tuberculatus* z důvodu absence jasných rozlišovacích znaků (Arnold 1980; Szczerback & Golubev, 1996). O něco později popsal Anderson (1973) z íránské provincie Fárs druh *Bunopus aspratilis*. Ten byl později přerazen k rodu *Carinatogekko* a nakonec k rodu *Mediodactylus* (Szczerback & Golubev, 1996; Červenka et al. 2010).

Bunopus crassicauda byl popsán z íránské provincie Qom a řadou autorů je považován za endemický druh Íránské vysočiny (Anderson 1999; Gholamifard et al. 2011; Šmíd et al. 2014). Publikované nálezy ze Sýrie (Angel 1936; Haas 1951) nejsou podle Andersona (1999) a Gholamifarda et al. (2011) věrohodné. Podle molekulárně fylogenetické analýzy se jedná o monofyletický druh (Khosravani et al. 2017). Hlavním rozlišovacím znakem mezi druhy *Bunopus crassicauda* a *Bunopus tuberculatus* je přítomnost postmentálních štítků u *Bunopus crassicauda* a jejich absence u *Bunopus tuberculatus* (Anderson 1999).



Obr. 5 – A: *Bunopus* sp. (Arabský klad), Izrael, Vádí Arava (foto: D. Velenská); B: *Bunopus crassicauda*, Írán, Qom (foto: O. Mozaffari); C: *Bunopus tuberculatus sensu stricto*, Írán, Bampur (foto: O. Mozaffari); D: *Bunopus* sp. 3, Jordánsko, Azraq (foto: L. Pola).

Bunopus blanfordii byl popsán z Egypta (Strauch 1887). Ve starší literatuře je v přehledech herpetofauny Egypta uváděn s otázníky (např. Anderson 1898; Flower 1933; Loveridge 1947; Marx 1968). Typové exempláře byly, jak zmiňuje Schmidt (1939), zakoupeny u obchodníka se zvířaty a diskutuje se o tom, že pocházejí odněkud z Arábie, nicméně jejich přesný původ není znám. Morfologicky nejvíce odpovídají jedincům z areálu Arábie (severozápadně od Jemenu až k hranicím Palestiny) a je tedy možné, že i odtud pocházejí (Schmidt 1939; Arnold 1980). Jeho výskyt se v Egyptě nikdy nepodařilo doložit a je patrné, že se zde tento druh vůbec nevyskytuje. To je patrně také důvodem, proč je v nejnovější literatuře shledán jako pochybný a neověřený druh (Baha El Din 2006).

V současné době je druh považován řadou autorů za synonymum druhu *Bunopus tuberculatus* (Arnold 1980; Leviton et al. 1992; Sindaco & Jeremčenko 2008). I přesto jej Bauer et al. (2013) shledávají jako validní, dokud nedojde k dalšímu šetření a objasnění statusu arabských populací.

Závěrem ke shrnutí této kapitoly lze konstatovat, že molekulárně fylogenetické analýzy rodu *Bunopus* poukazují na jeho parafýlii a na přítomnost tří až pěti kryptických kandidátských druhů napříč rozsáhlým areálem rozšíření (Červenka et al. 2008; Khosravani et al. 2017).

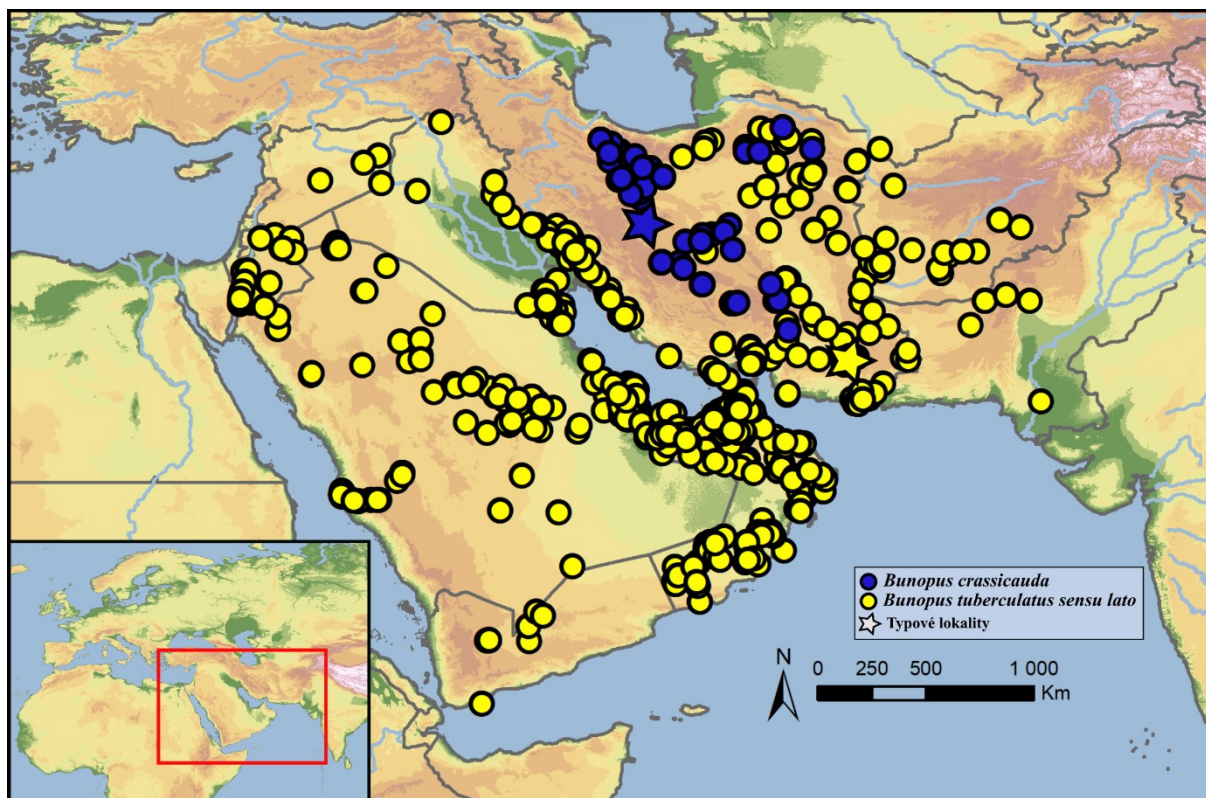
1.4.4 Rozšíření rodu *Bunopus*

Gekoni rodu *Bunopus* jsou rozšířeni v zemích Blízkého a Středního východu, Arabského poloostrova a přes Íránskou vysočinu zasahují do jižního Turkmenistánu a dále na východ až do Pákistánu a Afghánistánu (obr. 6; Anderson 1999; Bauer et al. 2013).

Íránský endemit *Bunopus crassicauda* je potvrzen z řady provincií centrální Íránské vysočiny (Kamali & Mozaffari 2013; Khosravani et al. 2017). V provincii Semnán byl jeho výskyt zaznamenán v syntopii s druhem *Bunopus tuberculatus sensu lato* (Kamali & Mozaffari 2013; nález v mapě podle Khosravani et al. (2017) odpovídá rozšíření kandidátského druhu *Bunopus* sp. 1). Jeho vzor rozšíření bývá označován jako tzv. íránský chorotyp (Sindaco & Jeremčenko 2008).

Druhý zástupce rodu, *Bunopus tuberculatus sensu lato*, je široce rozšířen na Blízkém a Středním východě. Jeho vzor rozšíření bývá označován jako tzv. íránský a arabský chorotyp (Sindaco & Jeremčenko 2008). Západní hranicí rozšíření tohoto taxonu a zároveň rodu *Bunopus* je Levantský rift, jehož nejjihnější částí je údolí Aravy (Vádí Araba) na pomezí izraelsko-jordánských hranic (Bar & Haimovitch 2011; Disi 2011). Rozšířen je dále na většině území Arabského poloostrova, v Sýrii, Iráku a Íránu, včetně ostrovů v Perském zálivu (Anderson 1999; Sindaco & Jeremčenko 2008). Přes Írán zasahuje až do jižního Turkmenistánu a na východě až do Afghánistánu a Pákistánu, kde řeka Indus ohraničuje jeho východní areál rozšíření (Minton 1966; Szczerback & Golubev 1996; Wagner et al. 2016).

Arabském poloostrově obývají tyto gekony písčné, šterkovité a kamenité pouště s příležitostnými křovinami (Arnold 1980; Bar & Haimovitch 2011; Gardner 2013). Vyhýbají se vysokým horám (cca nad 500 m n.m.) a stanovištím bez vegetace (Disi et al. 2001; Gardner 2013).



Obr. 6 – Topografická bodová mapa rozšíření druhů *Bunopus crassicauda* a *Bunopus tuberculatus sensu lato* vytvořená na základě publikovaných záznamů (mezi mnoha např. Minton 1966; Disi et al. 2001; Sindaco & Jeremčenko 2008; Gardner 2013; Šmíd et al. 2014; Wagner et al. 2016; Khosravani et al. 2017; Carranza et al. 2018). *Bunopus blanfordii* není zohledněn. (Vytvořeno v programu ArcMap 10.6.1 a graficky upraveno v programu Inkscape).

1.5 Cíle práce

Otázkou, na kterou má tato práce hledat odpověď, je, zdali lze očekávat podobnou kryptickou diverzitu gekonů rodu *Bunopus* i na rozsáhlém území Arabského poloostrova v porovnání s tou, která byla odhalena na členitém území Íránu. Cílem práce je tedy na základě dostupného materiálu zrekonstruovat fylogenetickou pozici arabských zástupců *Bunopus tuberculatus sensu lato* a objasnit jejich fylogeografickou strukturu.

2. MATERIÁL A METODIKA

2.1 Materiál

Materiál, použitý v této práci, pochází ze sbírek ZFMK (Bonn, Německo), IBE (Barcelona, Španělsko), SMNH (Tel Aviv, Izrael), CEFÉ-EPHE-BEV (Montpellier, Francie), sbírek profesora Daniela Frynty a profesora Lukáše Kratochvíla (UK, Praha, Česká republika) původem z Íránu, Jordánska a Jemenu a sbírek doktora Daniela Jablonského (UK, Bratislava, Slovensko). Z těchto sbírek se podařilo nashromáždit celkem 90 vzorků vhodných k molekulárnímu zpracování.

Staženo bylo rovněž celkem 76 sekvencí z databáze GenBank publikovaných v pracích od Červenky et al. (2008), de Pous et al. (2016b) a Khosravani et al. (2017). Terminologie kandidátských druhů *Bunopus sp. 1 – sp. 3* byla převzata dle Khosravani et al. (2017).

Původním záměrem bylo použít také sbírkový materiál Národního Muzea v Praze (NMP), který pocházel z četných expedic členů Národního Muzea a Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy do Íránu, Sýrie a Iráku. Dlouhodobá fixace exemplářů v denaturovaném alkoholu zřejmě způsobila, že materiál se ukázal být pro izolaci DNA a další molekulární zpracování jako nepoužitelný.

Dalším záměrem bylo na základě již publikovaných zjištění (Bauer et al. 2013; de Pous et al. 2016b) použít k zakořenění stromu (jako tzv. outgroup) zástupce blízkce příbuzného rodu *Crossobamon*, zastoupeného vzorky z Tádžikistánu (*Crossobamon eversmanni*) a Pákistánu (*Crossobamon orientalis*). Jak již bylo zmíněno v úvodní části, některé předchozí studie poukázaly na možnou pozici rodu *Crossobamon* uvnitř rodu *Bunopus* a tedy jeho parařýlii (Agarwal et al. 2014; Khosravani et al. 2017). Dostupné vzorky rodu *Crossobamon* byly zahrnuty v analýzách, ale jako outgroup byl vybrán další zástupce *Trachydactylus spatulurus* z Jemenu, u kterého bylo riziko příliš blízkého příbuzenství s rodem *Bunopus* na základě již publikovaných dat shledáno jako menší (de Pous et al. 2016b).

Veškerý použitý materiál včetně stažených sekvencí z databáze GenBank je uveden v příloze 5.

2.2 Izolace DNA

Z fixovaných exemplářů, případně rovnou z tkáňových vzorků, nejčastěji z regenerátů ocasu, jater či jazyku byla nejdříve odebrána tkáň pro pozdější izolaci. Při odběru tkáně byly použity nůžky či skalpel, které byly při každém odběru sterilizovány lihem a plamenem kahanu. Tkáň byla následně uložena v 96 % ethanolu a uchována v mrazáku při teplotě – 20 °C.

Postup izolace DNA následoval protokol izolační sady Tissue Genomic DNA Mini Kit (Geneaid, Taiwan) dle pokynů výrobce. Před izolací DNA byla odebraná tkáň osušena na filtračním papíře a následně pinzetou sterilizovanou lihem a plamenem přemístěna do 1,5 ml zkumavky. V této zkumavce byla tkáň ve směsi 200 µl GT pufru a 20 µl proteinázy K homogenizována za pomoci mikrotloučku. Lyzovaná tkáň ve směsi pufru a proteinázy byla ponechána v třepačce s kontrolovanou teplotou (TS–100, Biosan) při 56 °C po dobu čtyř hodin (v tomto jediném kroku se postup lišil od pokynů výrobce, který v protokolu uvádí dobu pro inkubaci třicet minut při teplotě 60 °C). Po tomto kroku bylo přidáno 200 µl GBT pufru, zkumavka byla stočena na vortexu a při teplotě 60 °C byla ponechána při inkubaci po dobu dvaceti minut. Při tomto kroku byl na tuto teplotu zahřán i eluční pufr. Následně bylo přidáno 200 µl 96 % ethanolu a zkumavka byla stočena na vortexu. Obsah zkumavky byl dále přepipetován do GD kolonky s 2 ml sběrnou zkumavkou. Při 14000 otáčkách za minutu (RPM) byl obsah zkumavky odstředován v centrifuze (Mikro 200, Hettich Zentrifugen) po dobu dvou minut. Poté byla GD kolonka přemístěna do nové 2 ml sběrné zkumavky. Do kolonky bylo přidáno 400 µl W1 pufru a centrifugováno po dobu třiceti vteřin. Obsah sběrné zkumavky byl vylit a do kolonky bylo přidáno 600 µl Wash pufru a centrifugováno po dobu třiceti vteřin. Obsah sběrné zkumavky se znovu vylil a zkumavka byla centrifugována po dobu tří minut. Po tomto kroku se GD kolonka přemístila do nové 1,5 ml zkumavky a bylo přidáno 100 µl předeřátého elučního pufru. Následně se nechala směs odstát po dobu pěti minut a dále centrifugovat po dobu třiceti vteřin. Tímto krokem byla ve zkumavce izolována DNA a GD kolonka vyhozena. Zkumavka s izolovanou DNA byla náležitě označena a uskladněna v mrazáku při teplotě – 20 °C. Úspěšnost izolace byla ověřena změřením koncentrace izolované DNA pomocí QubitTM fluorometru (Thermo Fisher Scientific, USA).

2.3 PCR a elektroforéza

Pomocí polymerázové řetězové reakce (dále jen PCR) byly amplifikovány fragmenty dvou mitochondriálních (12S rRNA [12S] a COI) a dvou jaderných markerů (RAG2 a c-mos). Mitochondriální barkodový marker COI byl vybrán, protože byl již použit pro DNA barkoding populací rodu *Bunopus* (Khosravani et al. 2017) a bylo tak možné publikovaná data z této studie zkombinovat s nově generovanými. Zbylé tři markery byly vybrány, protože byly již opakovaně použity při fylogeografických rekonstrukcích nejen řady arabských gekonů (např. Červenka et al. 2008; Metallinou et al. 2012; Šmíd et al. 2013; de Pous et al. 2016b; Machado et al. 2018). Použité primery, jejich sekvence, délky získaných fragmentů a podmínky PCR jsou společně s referencemi pro všechny použité markery uvedeny v příloze 1.

PCR probíhala v 0,2 ml PCR zkumavkách v termocykleru GenePro Thermal Cyclers (BIOER Technology, Čína). Použitá reakční směs sady Qiagen® Multiplex PCR Kit (Qiagen, Německo) je uvedena v tabulce č. 1. Při každé PCR byla jedna jamka opatřena negativní kontrolou, která obsahovala PCR mix, ale neobsahovala DNA.

Tabulka 1 – Reakční směs pro PCR.

	Pro 8 reakcí	Pro 1 reakci
Forward primer	2,4 µl	0,3 µl
Reverse primer	2,4 µl	0,3 µl
buffer	48 µl	6 µl
ddH₂O	59,2 µl	7,4 µl
Master mix	112 µl	14 µl
DNA		1 µl
Celkový objem		15 µl

Pro kontrolu proběhnuté PCR, bylo 2,5 µl PCR produktu nanášeno na 1,5 % agarózový gel, který byl připraven z 40ml TAE pufru, 0,6 g agarózy a 1,5 µl GelRed® Nucleic Acid Gel Stain (Biotium, USA). Po dobu 20 minut byly PCR produkty ponechány v elektroforéze (Mupid®-One Electrophoresis System) při napětí 100 V. Společně s PCR produkty byly na gel nanášeny také 4 µl délkového standartu GeneRuler 100 bp Plus DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific, USA), označující délku získaných fragmentů DNA. Gel byl poté prosvícen v transluminátoru a vizualizován pomocí GelCapture Software (MiniBIS DNR Bio Imaging Systems, Izrael).

Vzorky, které byly shledány jako úspěšně amplifikované, byly poté přečištěny (purifikovány) pomocí produktu EXOSAP-IT® PCR Product Cleanup Reagent (Thermo Fisher Scientific, USA) dle pokynů výrobce. Tato metoda je založena na enzymatické purifikaci, při níž dochází k odstranění zbylých primerů a zbytků nukleotidů (Aghová et al. 2019). Po purifikaci byla koncentrace vzorků změřena za pomoci přístroje Nanodrop® One/One© (Thermo Fisher Scientific, USA).

Amplifikované úseky byly osekvenovány z obou stran, tzn. pomocí obou primerů, společností MacroGen (Amsterdam, Nizozemsko).

2.4 Sekvence a alignment

Obdržené chromatogramy od společnosti MacroGen byly prohlíženy, párovány a dále upravovány v softwaru Geneious v11.1.5 (Kearse et al. 2012). Sekvence fragmentů kódujících genů (COI, RAG2 a c-mos) byly přeloženy dle standardního kódu (v případě genu COI dle obratlovčího mitochondriálního kódu) do sekvence aminokyselin pro zjištění případné přítomnosti stop kodonu. Nepřítomnost stop kodonu naznačuje, že sekvence jsou funkční a že nebyly amplifikovány pseudogeny. Heterozygotní pozice u fragmentů jaderných genů byly identifikovány za pomoci pluginu Heterozygote na základě přítomnosti dvou vrcholů přibližně stejné výšky na pozici jednoho nukleotidu v obou řetězcích a byly kódovány pomocí IUPAC kódů dvouznačení.

Alignment sekvencí každého genu zvlášť byl proveden za pomoci online verze softwaru MAFFT v7 (Katoh et al. 2019). Pro alignment genů COI, RAG2, c-mos bylo použito výchozí nastavení (auto strategy, gap opening penalty: 1.53, offset value: 0.0). Pro alignment genu 12S rRNA, byla použita strategie Q-INS-i, která bere v úvahu sekundární strukturu RNA. Program G-blocks (Castresana 2000) byl použit pro eliminaci špatně zalignovaných pozic v alignmentu markeru 12S. Nastavení low stringency option (Talavera & Castresana 2007) bylo vybráno pro snížení přísnosti eliminace.

Na závěr byl vytvořen konkatenovaný alignment ze všech čtyř studovaných genů. V případě zásadní nekompletnosti datasetu, která by mohla negativně ovlivnit fylogenetické analýzy, byly při konkatenování vytvořeny genetické chiméry, tzn. v konkatenátu byly spojeny sekvence dvou různých genů od dvou různých jedinců.

Bylo tak učiněno s ohledem na blízký společný geografický původ, a to pouze v případě, že byl přesný původ vzorků znám.

Pro spočítání nekorigovaných genetických vzdáleností (*p*-distancí) markerů 12S a COI byl použit program MEGA X (Kumar et al. 2018). Outgroup *Trachydactylus spatulurus* nebyl v počítání distancí zahrnut. V programu MEGA X byl také zjištěn počet variabilních a parsimonně informativních pozic v alignmentech dílčích markerů.

2.5 Fylogenetické analýzy

Prostřednictvím programu PartitionFinder2 v2.1.1 (Lanfear et al. 2016), který hledá vhodné substituční modely, bylo zvoleno ideální nastavení particí pro konkatenovaný alignment (branch lengths: linked, model selection: BIC, search algorithm: greedy, a pro kódující geny: sequences partitioned into three codon positions). Tento přístup byl použit pouze pro analýzu Maximum Likelihood.

2.5.1 Analýza maximální věrohodnosti (Maximum Likelihood)

Metoda maximální věrohodnosti (angl. Maximum Likelihood = ML) spočívá v odhadu pravděpodobnosti vzniku dat za předpokladu určité hypotézy a vybírá jediný strom, o němž se s určitou pravděpodobností domnívá, že je správný (Macholán 2014). Analýza byla provedena v programu RAxML v8.2.12 (Stamatakis 2014). Vstupními parametry byl zvolen postup ML + Thorough bootstrap, 100 heuristických opakování a substituční model GTR+GAMMA. Rozdělení konkatenovaného alignmentu na jednotlivé partice bylo specifikováno v příloženém souboru z textového editoru dle výsledků programu PartitionFinder2 v2.1.1 (Lanfear et al. 2016). Podpora topologie byla ověřena pomocí bootstrapu s 1000 pseudoreplikacemi.

Topologie, které získaly podporu bootstrap support = BS \geq 70 byly shledány jako silně podpořené.

2.5.2 Bayesovská analýza (Bayesian Inference)

Bayesovská analýza (angl. Bayesian Inference = BI) spočívá ve výpočtu posteriorních pravděpodobností vzhledem k navrženým substitučním modelům a vstupním datům. Oproti předchozí metodě je v Bayesovské analýze zaznamenáváno větší množství stromů, z nichž se zkonstruuje finální konsenzuální strom (Macholán 2014). Bayesovská analýza byla provedena metodou MCMC (Markov chain Monte Carlo) v programu BEAST2 v2.5.2 (Bouckaert et al.

2014). Vstupní parametry byly specifikovány v uživatelském rozhraní BEAUti (Drummond et al. 2012). Pro tuto analýzu byl konkatenovaný alignment rozdělen tak, že každý ze čtyř markerů představoval samostatnou partici. Další vstupní nastavení bylo specifikováno následovně: site and clock models unlinked across partitions; trees linked; ambiguities (heterozygotní pozice)

zohledněny pro RAG2 and c-mos. Vzhledem ke vstupním datům, která obsahovala více vzorků od každého z potenciálních druhů, bylo zvoleno nastavení coalescent constant tree prior s výchozím nastavením velikostí populace $1/X$. Pro všechny partice byly zvolené relaxované lognormální hodiny (Relaxed Clock Log Normal). Modely vysvětlující substituční změny jednotlivých markerů nebyly vybrány *a priori*, ale metodou reversible-jump-based (RB model; Bouckaert et al. 2013) se čtyřmi kategoriemi gamma rozložení (rozdílnost frekvencí substitucí na různých pozicích). Počet generací (délky MCMC řetězce) byl nastaven na 100×10^6 . Stromy a parametry byly ukládány každých 50 000 generací.

Vygenerovaný soubor z BEAUti ve formátu .xml byl v programu BEAST2 spuštěn v pěti nezávislých bězích. V programu Tracer v1.7.1 (Rambaut et al. 2018) byly výstupy programu BEAST2 vizualizovány a došlo k diagnostice výstupů z každého nezávislého běhu a zároveň ke kontrole hodnot ESS (efektivní velikosti vzorku), tzn. zdali nabývají hodnot vyšších než 200. Z každého z pěti běhů bylo 2000 stromů zkombinováno v programu LogCombiner a bylo oříznuto 10 % stromů. Program TreeAnnotator byl použit k vytvoření konsenzuálního stromu. Oba programy jsou součástí balíku BEAST2.

Topologie, které získaly podporu posteriorní pravděpodobnosti $pp \geq 0,95$ byly shledány jako silně podpořené.

Pro rozdělení partící a výpočet jejich substitučních modelů (v programu Partitionfinder2), analýzu maximální věrohodnosti (RAxML) a Bayesovskou analýzu (BEAST2) byl použit webový portál CIPRES Science Gateway, který nabízí širokou nabídku dostupných programů k provádění výpočtu substitučních modelů, fylogenetických analýz a zároveň výrazně zkracuje dobu jejich výpočtu oproti běžnému počítači (Miller et al. 2010).

Závěrečné výstupy obou fylogenetických analýz byly vizualizovány ve formě stromů v programu FigTree v1.4.3.

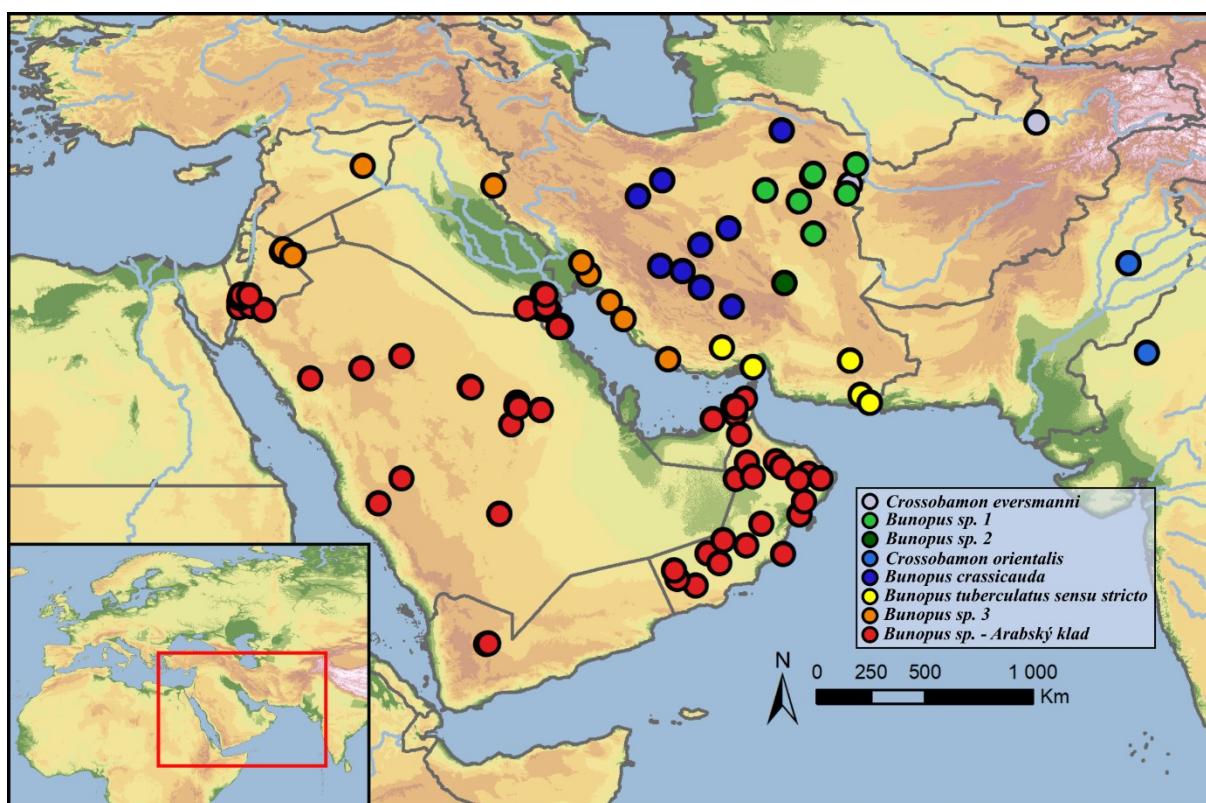
2.6 Haplotypové sítě

Pro rekonstrukci a vizualizaci genealogických vztahů byly ze sekvencí jaderných markerů c-mos a RAG2 vytvořeny haplotypové sítě. Metodou rekonstrukce haplotypových sítí je možné odhalit, zda spolu jednotlivé populace sdílí geny, případně zda mají kryptické druhy druhově specifické (unikátní) haplotypy.

Online software SeqPHASE (Flot 2010) byl použit pro konverzi fasta souborů pro potřeby programu PHASE a naopak. Program SeqPHASE z alignmentu vygeneruje dva soubory, první s variabilními (.inp) a druhý s konstantními (.const) pozicemi, které jsou zapotřebí v dalších krocích. Program PHASE v2.1.1 (Stephens et al. 2001) zřazováním rozkládá heterozygotní pozice v alignmentu. Práh pro jejich rozlišení byl snížen z výchozích 0.9 na 0.7. Výsledný soubor se znovu konvertuje v program SeqPHASE, který vytvoří zřazovaný alignment ve formátu fasta. Ze zřazovaných alignmentů ve formátu nexus byly pomocí statistické parsimonní metody TCS (Clement et al. 2000) zahrnuté v programu PopART v1.17 (Leigh & Bryant 2015) vytvořeny haplotypové sítě.

3. VÝSLEDKY

Konkatenovaný dataset byl vytvořen z celkem 351 sekvencí, z čehož bylo 275 nově vygenerovaných a 76 stažených z databáze GenBank. Z vlastních sekvencí se podařilo vytvořit konkatenovaný dataset ze 75,6 % kompletní, nicméně po stažení dalších sekvencí z GenBank, které představovaly ve valné většině případů pouze jednu dostupnou sekvenci pro individuální vzorek, se kompletnost datasetu snížila na 54,8 %. Současně i z tohoto důvodu byly v šesti ojedinělých případech vytvořeny genetické chiméry, tzn. konkatenát byl vytvořen ze sekvencí dvou různých jedinců. Chimérické sekvence jsou barevně zvýrazněny v tabulce s použitým materiálem v příloze 5.



Obr. 7 – Topografická mapa zobrazující původ použitého materiálu v této práci. Barvy bodů pro jednotlivé taxony vycházejí ze zde předložených výsledků fylogenetických analýz a odpovídají použitým barvám na obr. 8, 9 a 11. (Vytvořeno v programu ArcMap 10.6.1 a graficky upraveno v programu Inkscape).

Finální konkatenovaný dataset tvořený sekvencemi dvou mitochondriálních a dvou jaderných markerů měl celkovou délku 1842 bp (počet komplementárních párů bází). Alignment mitochondriálního markeru 12S, tvořen 95 sekvencemi, měl celkovou délku 378 bp, z čehož bylo 140 pozic variabilních a 104 pozic parsimonně informativních. Alignment druhého

mitochondriálního markeru COI, tvořen 122 sekvencemi, měl celkovou délku 663 bp, z čehož bylo 318 pozic variabilních a 279 pozic parsimonně informativních. Alignment jaderného markeru RAG2, tvořen 64 sekvencemi, měl celkovou délku 408 bp, z čehož bylo 27 pozic variabilních a 17 pozic parsimonně informativních. Alignment druhého jaderného markeru c-mos, tvořen 70 sekvencemi, měl celkovou délku 393 bp, z čehož bylo 26 pozic variabilních a 17 pozic parsimonně informativních.

Rozdělení datasetu na jednotlivé partice dle programu PartitionFinder2 zobrazuje tabulka 3.

Tabulka 2 – Rozdělení datasetu na jednotlivé partice dle programu PartitionFinder2 pro potřeby programu RAxML. Pro kódující markery jsou v závorce jsou uvedeny kodónové pozice.

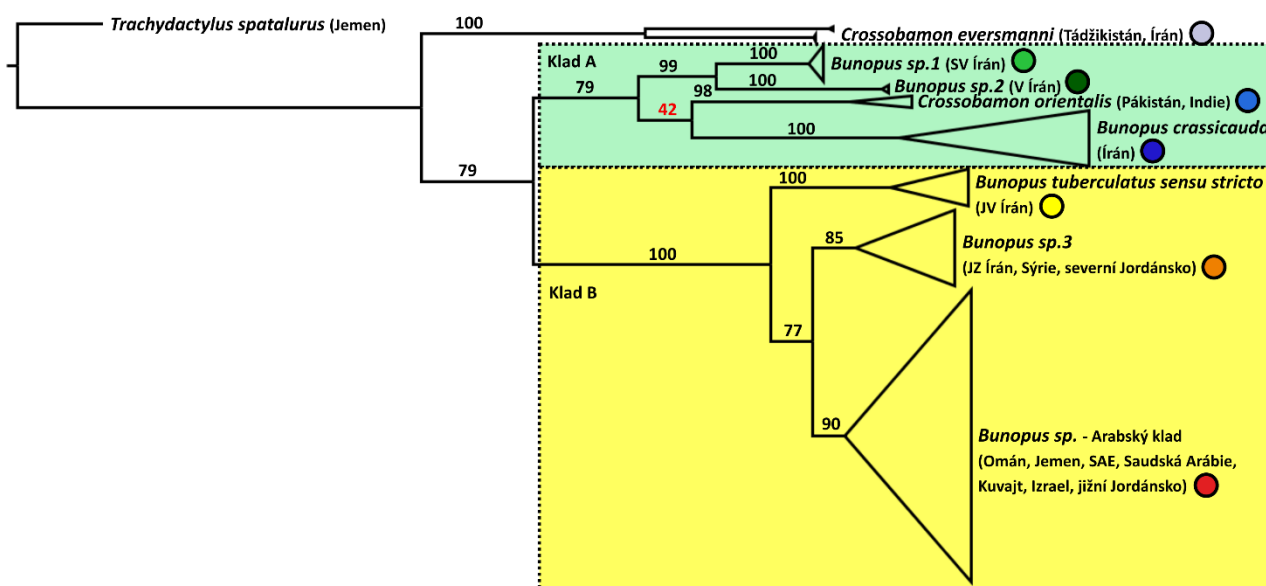
12S, COI ⁽¹⁾ = 1-378, 379-1041\3
COI ⁽²⁾ = 380-1041\3
COI ⁽³⁾ = 381-1041\3
RAG2 ⁽¹⁾ , RAG2 ⁽³⁾ , c-mos ⁽³⁾ = 1042-1449\3, 1044-1449\3, 1452-1842\3
RAG2 ⁽²⁾ , c-mos ⁽¹⁾ , c-mos ⁽²⁾ = 1043-1449\3, 1450-1842\3, 1451-1842\3

Souhrn průměrných nekorigovaných genetických vzdáleností (*p*-distancí) mezi skupinami a uvnitř skupin včetně směrodatných chyb ukazuje příloha 2. Genetické vzdálenosti mezi i uvnitř skupinami jsou u markeru COI průměrně vyšší než u markeru 12S. Zatímco nejvyšší zjištěné *p*-distance uvnitř skupin markeru COI dosahují hodnot 6 % uvnitř Arabského kladu a 8 % mezi populacemi *Crossobamon eversmanni* z Turkmenistánu a Íránu, nejvyšší zjištěné *p*-distance markeru 12S uvnitř skupin dosahují hodnot 2 % napříč populacemi Arabského kladu 2 % mezi populacemi *Crossobamon orientalis* z Pákistánu a Indie. Divergence mezi dvěma liniemi na Arabském poloostrově *Bunopus sp. 3* a Arabským kladem dosahují hodnot 3,76 % v markeru 12S a 9,75 % v markeru COI. Divergence blízce příbuzného taxonu *Bunopus tuberculatus sensu stricto* z jihovýchodního Íránu a *Bunopus sp. 3* dosahují hodnot 4,88 % v markeru 12S a 12,49 % v markeru COI a mezi Arabským kladem hodnot 5,27 % v markeru 12S a 12,45 % v markeru COI.

3.1 Výsledky fylogenetických analýz

3.1.1 Analýza maximální věrohodnosti (Maximum Likelihood)

Výsledný fylogenetický strom vytvořený analýzou ML je zjednodušeně podobě na obr. 8 a celý v příloze 3. Klad zahrnující zástupce rodu *Bunopus* získal v analýze ML silnou podporu (BS = 79) a je představován dvěma silně podpořenými klady A (BS = 79) a B (BS = 100). K tomuto kladu je v sesterské pozici *Crossobamon evermanni* představovaný vzorky z Íránu a Tádžikistánu.



Obr. 8 – Zjednodušený fylogenetický strom spočítaný analýzou maximální věrohodnosti (Maximum Likelihood) v programu RAxML. Čísla nad větvemi zobrazují hodnotu bootstrap support. Ze zobrazených topologií je jediná nepodpořená větev (BS = 42) zvýrazněna červeně. Barvy jednotlivých taxonů korespondují s použitými barvami na obr. 7, 9 a 11.

Klad A je tvořen dvěma subklady, z nichž první se silnou podporou (BS = 99) představuje klad dvou kandidátských druhů z východního Íránu, *Bunopus sp. 1* a *Bunopus sp. 2*. Druhý klad, který není podpořen (BS = 42), představuje íránský endemit *Bunopus crassicauda* a *Crossobamon orientalis*, představovaný vzorky z Pákistánu a staženými sekvencemi vzorku původem z Indie. Rod *Crossobamon* je na základě této analýzy shledán polyfyletickým a rod *Bunopus* parafyletickým.

Klad B je rovněž tvořen dvěma subklady (BS = 100 a 77). *Bunopus tuberculatus sensu stricto* z jihovýchodního Íránu je sesterský subkladu představovanému kandidátským druhem *Bunopus sp. 3* z jihozápadního Íránu, Sýrie a severního Jordánska (BS = 85) a tzv. arabského

kladu (BS = 90), který představují všechny ostatní vzorky původem ze západní hranice rozšíření (Izrael a jižní Jordánsko) a zbytku Arabského poloostrova (Saudská Arábie, Kuvajt, Spojené Arabské Emiráty, Omán a Jemen).

Vnitřní struktura Arabského kladu není ve většině uzlů podpořena (obr. 10A na straně 34). Výjimky představuje pět vzorků původem z Izraele, které společně klastrují (BS = 100) se sedmi vzorky z jižního Jordánska, a klastri osmi vzorků (BS = 100) původem ze Saudské Arábie, který ovšem nezahrnuje všechny vzorky původem ze Saudské Arábie.

3.1.2 Bayesovská analýza (Bayesian Inference)

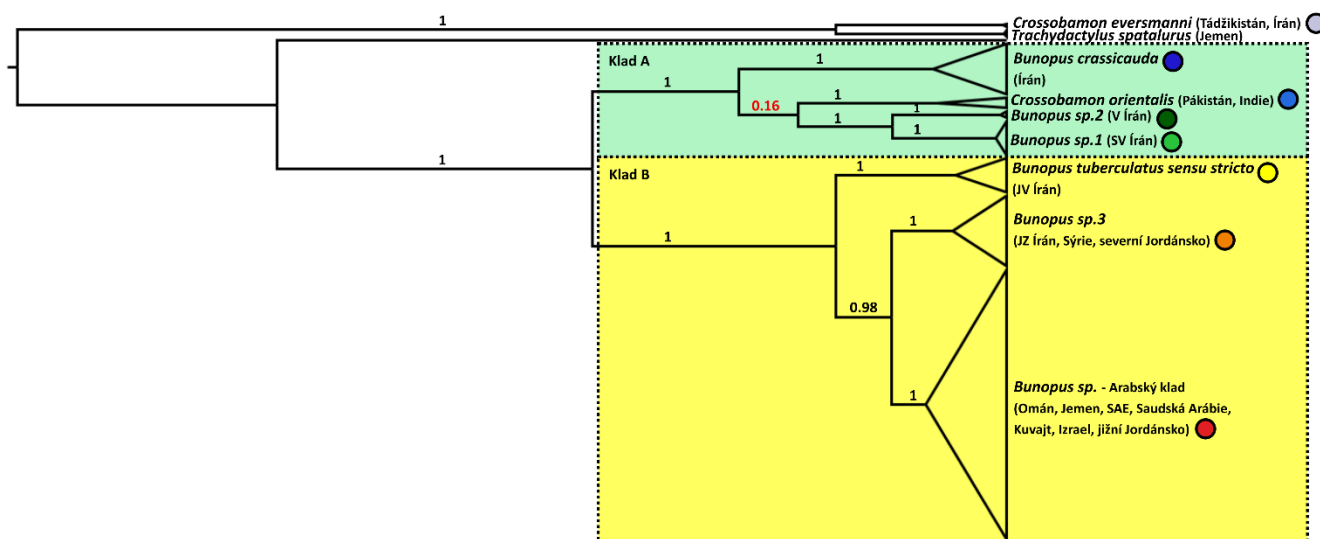
Výsledný strom BI analýzy je zobrazen ve zjednodušené podobě na obr. 9 a celý v příloze 4. Klad zahrnující zástupce rodu *Bunopus* získal silnou podporu (pp = 1.00) a je rovněž tvořen dvěma subklady, tak jako ve výsledcích analýzy ML.

Vnitřní topologie kladu A se poněkud liší od výsledků analýzy ML. Zatímco v analýze ML vychází íránský endemit *Bunopus crassicauda* jako sesterský k druhu *Crossobamon orientalis*, v BI analýze vychází *Bunopus crassicauda* jako sesterský kladu dvou kandidátských druhů z východního Íránu, *Bunopus sp. 1*, *Bunopus sp. 2* a *Crossobamon orientalis*, který je dvěma předchozím v sesterské pozici. Nicméně subklad těchto tří podpořen není (pp = 0.16). Také na základě této analýzy je rod *Crossobamon* shledán polyfyletickým a rod *Bunopus* parafyletickým.

Rovněž postavení outgroup *Trachydactylus spatulurus* z Jemenu a *Crossobamon eversmanni* z Tádžikistánu a Íránu je od výsledků ML analýzy odlišné.

Topologie kladu B je shodná s výsledky analýzy ML. Klad B tvořen dvěma subklady (pp = 0.98 a 1.00). *Bunopus tuberculatus sensu stricto* z jihovýchodního Íránu je sesterský subkladu představovaného kandidátským druhem *Bunopus sp. 3* z jihozápadního Íránu, Sýrie a severního Jordánska (pp = 1.00) a tzv. Arabského kladu (pp = 1.00), který představují všechny ostatní

vzorky původem ze západní hranice rozšíření (Izrael a jižní Jordánsko) a zbytku Arabského poloostrova (Saudská Arábie, Kuvajt, Spojené arabské emiráty, Omán a Jemen).



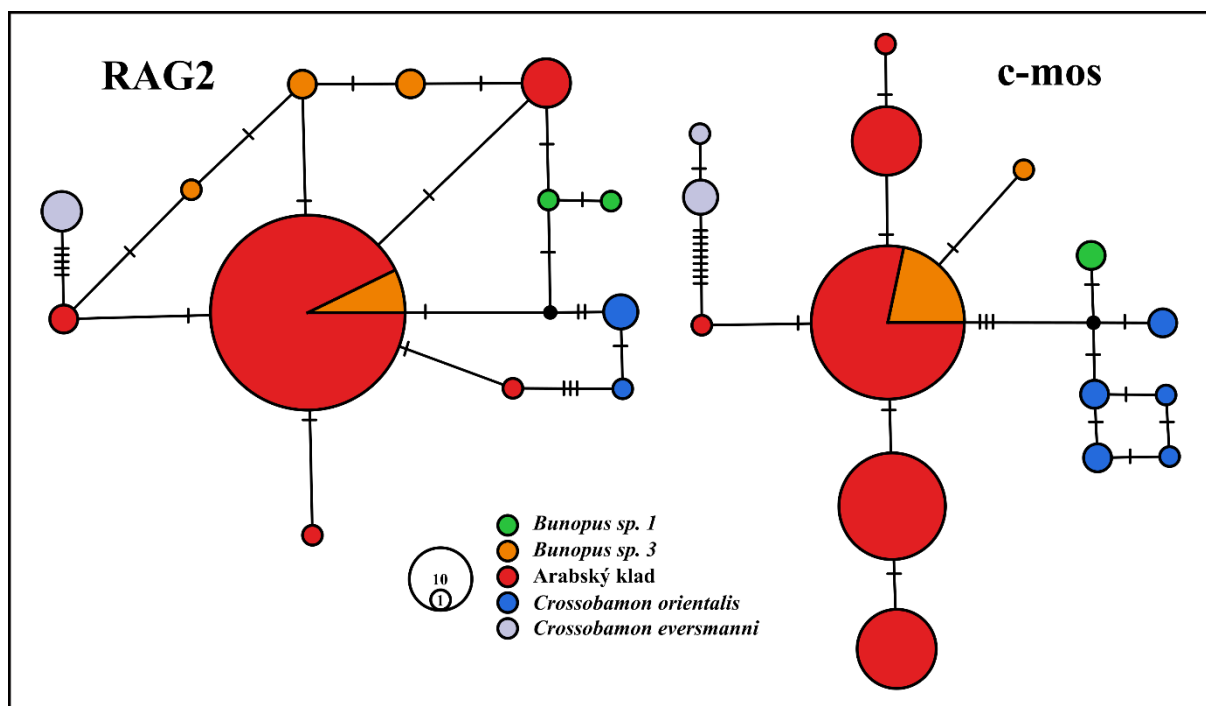
Obr. 9 - Zjednodušený fylogenetický strom spočítaný Bayesovskou analýzou v programu BEAST2. Čísla nad větvemi zobrazují hodnotu posteriorních pravděpodobností. Ze zobrazených topologií je jediná nepodpořená větev $pp = 0.16$ zvýrazněna červeně. Barvy jednotlivých taxonů korespondují s použitými barvami na obr. 7, 8 a 11.

Vnitřní struktura Arabského kladu není ve většině uzlů podpořena (obr. 10B na straně 34), tak jako ve výsledcích analýzy ML. Izraelské vzorky společně klastrují ($pp = 1.00$) se vzorky z jižního Jordánska. Oproti výsledkům analýzy ML všechny vzorky původem z Kuvajtu a ze Saudské Arábie společně klastrují ($pp = 0.99$).

Obr. 10 (na straně 33) – A: Fylogenetický strom spočítaný analýzou maximální věrohodnosti (Maximum Likelihood). Čísla nad větvemi zobrazují hodnotu bootstrap support. B: Fylogenetický strom spočítaný Bayesovskou analýzou (Bayesian Inference). Čísla nad větvemi zobrazují hodnotu posteriorních pravděpodobností. Jsou zobrazeny pouze taxony kladu B z obr. 8 a 9.

3.2 Haplotypové sítě

Některé sekvence, které byly výrazně kratší než celkový alignment, nebyly při tvorbě sítí zahrnuty. Vstupní alignmenty zahrnovaly 67 sekvencí markeru c-mos (393 bp) a 61 sekvencí markeru RAG2 (408 bp). Ve zřazovaných alignmenttech bylo zjištěno celkem 18 parsimonně informativních pozic pro marker c-mos, a 12 parsimonně informativních pozic pro marker RAG2. Haplotypové sítě vytvořené ze zřazovaných alignmentů metodou statistické parsimonie TCS jsou zobrazeny na obr. 11. Tyto sítě ukázaly, že kandidátský druh *Bunopus sp. 1*, *Crossobamon eversmanni* a *Crossobamon orientalis* s žádným z dalších nesdílejí alely ani



Obr. 11 – Haplotypové sítě vytvořené ze zřazovaných alignmentů jaderných markerů RAG2 a c-mos. Velikost kruhů je proporčně úměrná počtu vzorků s danou alelou. Počet přeškrtnutí spojnice mezi dvěma haplotypy znázorňuje počet substitučních změn. Černý puntík představuje další substituční změnu. Délky spojníc jsou irelevantní. Barvy jednotlivých taxonů korespondují s použitými barvami na obr. 7, 8 a 9.

v jednom z obou studovaných jaderných markerů. Vytvářejí tedy druhově specifické haplotypy zastoupené rovněž specifickými alelami. Zatímco sdílené alely, a tedy i společné haplotypy, jsou patrné v obou jaderných markerech u obou linií na Arabském poloostrově, jak *Bunopus sp. 3*, tak i Arabského kladu. Pro kandidátský druh *Bunopus sp. 3* byly identifikovány 4 haplotypy u markeru RAG2 a 2 haplotypy u markeru c-mos. U zástupců Arabského kladu bylo identifikováno 5 haplotypů markeru RAG2 a 6 haplotypů u markeru c-mos.

4. DISKUZE A ZÁVĚR

V předložené práci byla zrekonstruována fylogenetická pozice arabských populací gekonů rodu *Bunopus* na základě dvou mitochondriálních (12S a COI) a dvou jaderných (RAG2 a c-mos) markerů s cílem zjistit, zda lze očekávat jejich podobnou kryptickou diverzitu i na Arabském poloostrově v porovnání s tou, jež byla odhalena na členitém území Íránu. Pro vizualizaci genealogických vztahů byly ze sekvencí jaderných markerů vytvořeny haplotypové sítě.

Z hlediska pokrytí vzorky z areálu napříč Arabským poloostrovem (obr. 7) je práce prozatím nejdetailnější svého druhu. Předchozí práce zahrnovaly pouze malé množství vzorků z Arabského poloostrova, a to zpravidla pouze z jeho okrajových částí (Červenka et al. 2008; de Pous et al. 2016b; Khosravani et al. 2017).

Výsledky zde provedených fylogenetických analýz poukazují na přítomnost pouze dvou linií na rozsáhlém území Arabského poloostrova, přičemž zástupci první označené jako Arabský klad se vyskytují napříč celým poloostrovem od východního pobřeží Ománu až po západní hranici rozšíření na pomezí izraelsko-jordánských hranic. Zástupci druhé linie, označené jako *Bunopus* sp. 3, jsou představováni vzorky původem ze severního Jordánska, Sýrie a podhůří pohoří Zagros v jihozápadním Íránu. Označíme-li tyto dvě linie předběžně za kandidátské druhy v porovnání s Íránskou vysočinou, je kryptická diverzita těchto gekonů na Arabském poloostrově menší.

Výsledky obou provedených fylogenetických analýz dále shledávají rod *Bunopus* parafyletickým (*Crossobamon orientalis* je vnořen uvnitř rodu *Bunopus*) a rod *Crossobamon* polyfyletickým.

S ohledem na takřka celoplošné pokrytí Arabského poloostrova materiálem v předložené práci oproti předchozím (Červenka et al. 2008; Khosravani et al. 2017) je topologie fylogenetických stromů v zásadě shodná s již dříve publikovanými. Rovněž zjištěné divergence v podobě genetických vzdáleností dílčích populací z Kuvajtu, Sýrie, jihozápadního, jihovýchodního a centrálního Íránu v mitochondriálním markeru 12S odpovídají již dříve publikovaným (Červenka et al. 2008).

Zrekonstruované haplotypové sítě odhalily sdílení alel v jaderných markerech u obou linií přítomných na Arabském poloostrově. Sdílení alel ovšem nemusí být překvapivé. Marker

c-mos se vyznačuje svou pomalou mutační rychlostí a nemusí poskytovat fylogenetickou informaci o relativně nedávných divergencích (Han et al. 2004; Feng et al. 2007).

Také zrekonstruované haplotypové sítě stejných jaderných markerů (RAG2 a c-mos) pro všechny druhy rodu *Stenodactylus* poukázaly na sdílení alel nejméně u dvou dvojic mezi blízké příbuznými druhy, k jejichž divergencím došlo podle molekulárního datování v miocénu (*Stenodactylus leptocosymbotes* a *S. doriae* – 7 mya [před sedmi miliony let]; *S. sthenodactylus* a *S. mauritanicus* – 10 mya) (Metallinou et al. 2012). Vzhledem k podobné velikosti i množství variabilních a parsimonně informativních pozic lze i marker RAG2 označit za pomalu mutující a pro objasnění nedávných divergencí fylogeneticky neinformativní, a tedy ne zcela vhodný.

Relativní homogenitu arabských populací v jaderných markerech RAG2 a c-mos lze odůvodnit nejméně dvěma možnými způsoby. Nízké nároky na specifická stanoviště pro aridně adaptované druhy jako jsou právě tyto gekoni mohou být prvním vysvětlením (kontrast oproti specializovaným rupikolním gekonům rodů *Ptyodactylus* či *Asaccus*) (Disi et al. 2001; Disi 2011; Gardner 2013). Druhým vysvětlením může být téměř úplná absence geografických bariér, které brání v šíření napříč poloostrovem (obr. 1). Absence nálezů či jejich minimální frekvence ve vyšších nadmořských výškách (nad 500 m n.m.) v Ománu nebo ve Spojených arabských emirátech (Carranza et al. 2018; Burriel-Carranza et al. 2019) nasvědčuje, že v herpetologicky lépe probádaných pohořích jako jsou Dafár či Al Hadžar se gekoni rodu *Bunopus* nevyskytují patrně z důvodu, že jim tato pohoří nenabízejí vhodné klimatické a další ekologické podmínky. Z toho lze soudit, že vedle moří a zálivů, jimiž je Arabský poloostrov v současné době od břehů Afriky a částečně i Asie separován, právě pohoří představují bariéru proti dalšímu šíření. V porovnání s Íránskou vysočinou a zde zjištěnou kryptickou diverzitou gekonů rodu *Bunopus* je Arabský poloostrov výrazně méně členitý, vzhledem k tomu, že pohoří se zde táhnou pouze okrajově (obr. 1), což může vysvětlovat v rámci možností neomezenou schopnost disperze a relativní genetickou homogenitu napříč areálem rozšíření pro takto aridně adaptované gekony. Vznik členitého prostředí Íránské vysočiny lze považovat za jednu z příčin vzniku izolovaných populací zde žijících gekonů rodu *Bunopus*, kteří nejsou schopni pohoří překonávat.

Pan-arabské rozšíření mezi šupinatými plazy na Arabském poloostrově není ojedinělé a řada taxonů tak dokládá svou adaptaci k extrémním podmínkám aridního prostředí (Sindaco & Jeremčenko 2008; Sindaco et al. 2013).

Přestože výčet takových druhů byl již zmíněn v úvodní části této práce, míra našeho poznání týkající se jejich fylogeografických struktur je velice malá a mnoho těchto široce rozšířených pan-arabských taxonů doposud detailně studováno nebylo. Dalším typickým pan-arabským druhem, jehož výskyt sahá od nejvýchodnějších částí poloostrova v Ománu až do jihovýchodního Jordánska, je gekon *Trigonodactylus arabicus*. I přes nehostinné pouštní podmínky, které představují rozsáhlé pouště Rub Al Chálí, Dahná a Nafúd v centrální části poloostrova (obr. 1) je genetická variabilita minimální, což ukazuje na vysokou schopnost adaptace a šíření (Pola et al., submitováno). Podobně homogenní fylogeografická struktura byla zaznamenána např. u gekonů *Stenodactylus doriae* nebo trnorepů *Uromastix aegyptia* (Metallinou et al. 2012; Tamar et al. 2017) a lze ji očekávat i u dalších druhů pan-arabských šupinatých plazů.

Možnou příčinou neshod v obou provedených fylogenetických analýzách v topologii kladu A může být neúplnost datasetu, kdy pro dva druhy ze čtyř v tomto kladu nebyly dostupné sekvence jaderných markerů. Nekompletnost datasetu v sekvencích jaderných markerů rovněž neumožnila zrekonstruovat kompletní haplotypové sítě pro všechny zástupce, kteří jinak byli mitochondriálními sekvencemi zastoupeni ve fylogenetických analýzách, a tak ukázat přesnější genealogické vztahy mezi všemi zástupci rodu *Bunopus*.

Výsledky zde předložené práce a molekulárně fylogenetických analýz by rovněž mohly přispět k objasnění problematičného taxonomického statusu taxonu *Bunopus blanfordii*, jež byl v minulosti mnoha autory synonymizován s druhem *Bunopus tuberculatus*, ale Bauer et al. (2013) jej přesto označili za validní taxon, přestože typová lokalita neodpovídá přesnému původu typového materiálu. Pokud jsou ovšem domněnky Schmidta (1939) nebo Arnolda (1980) správné a typový materiál tohoto taxonu opravdu pochází z Arabského poloostrova, jméno taxonu *Bunopus blanfordii* by tedy zástupcům tzv. Arabského kladu mohlo být přiřazeno.

Jako autor této práce věřím, že zjištěné poznatky jsou krokem vpřed k objasnění problematiky validity tohoto taxonu. Dále je ovšem zapotřebí zaujmout integrativní přístup společně s morfologickým zhodnocením celých jedinců nejen typových exemplářů taxonu *Bunopus blanfordii*.

Ačkoliv byl původní záměr použít dva rozeznávané druhy *Crossobamon evermanni* a *Crossobamon orientalis* pouze jako outgroup k zakořenění fylogenetických stromů, výsledky fylogenetických analýz oponují autorům Szczerbak & Golubev (1996), kteří označili fylogenezi rodu *Crossobamon* za prostou. Výsledky provedených analýz ve zde předložené práci ukazují, že si tyto druhy nejsou blízké příbuzné. Rovněž hodnoty *p*-distancí mitochondriálních markerů mezi oběma druhy jsou vysoké (14 % pro 12S a 20 % pro COI). Oba druhy jsou tradičně rozlišovány podle poměru délky ocasu k velikosti těla a překrývajícího se počtu preanálních pórů u samců (Szczerbak & Golubev 1996), což ukazuje na problematické delimitace druhů a rodů, který již byl zmíněn v úvodní části a na který již upozornili Bauer et al. (2013). Kromě toho jsou u druhu *Crossobamon evermanni* přítomny na prstech hřebínky, jež jsou jednou z konvergentních adaptací řady psammodilních druhů ještěřů, např. gekonů (*Stenodactylus spp.*; *Teratoscincus spp.*), paještěrek (*Acanthodactylus spp.*) nebo agamek (*Phrynocephalus spp.*) (Bauer & Russell 1991), ale u druhu *Crossobamon orientalis* chybí (Anderson 1999). Rod *Crossobamon* je na základě zde předložených výsledků shledán polyfyletickým. Nejasné fylogenetické pozice zástupců rodu *Crossobamon*, nejen v předložené práci, ale i v předchozích studiích (Pyrón et al. 2013; Agarwal et al. 2014; Zheng & Wiens 2016; Khosravani et al. 2017), zdůrazňují potřebu zaměřit se nejen na vztahy blízké příbuzných druhů gekonů, ale na fylogenezi celého kladu palearktických nahoprstých gekonů. V současné chvíli lze proto jen předběžně uvažovat nad taxonomickými závěry. Další materiál pro molekulárně fylogenetické analýzy z rozsáhlého areálu pouštních oblastí Střední Asie, Íránu, Afghánistánu a Pákistánu by pravděpodobně umožnil objasnit problematické taxonomické statusy některých rozlišovaných poddruhů, jako je *Crossobamon evermanni humsdeni* či *Crossobamon evermanni maynardi* (Szczerbak & Golubev 1996; Anderson 1999).

Potenciálně zajímavými oblastmi pro další studium populací rodu *Bunopus* na Arabském poloostrově zůstává jeho sever, kde lze kromě středního Jordánska dále v severní Saudské Arábii a Iráku očekávat přítomnost obou linií. Doporučením pro další studium je také zahrnout v analýzách zástupce z Afghánistánu a Pákistánu, a tedy z oblastí, které doposud nebyly ovzorkovány a v prozatímních analýzách chyběly. Komplexnost datasetu se jeví jako zásadní a při dalším studiu umožní jednak rekonstrukci kompletních haplotypových sítí, pokročilejší fylogenetické analýzy včetně molekulární delimitace druhů nebo molekulární datování jejich divergencí.

Pro studium vztahů obou linií přítomných na Arabském poloostrově, potažmo kandidátských druhů, by bylo vhodné vybrat rychleji mutující jaderné markery (Portik et al. 2012), které ponesou fylogenetickou informaci nedávaných divergencí. Rovněž by se zde mohl uplatnit přístup založený na tzv. next generation sekvenování a tím získání velkého množství dat (např. jednonukleotidových rozdílů [SNPs = single-nucleotide polymorphisms] za pomoci metody RADseq) pro následné fylogenomické analýzy a zjistit tak, zda mezi těmito dvěma liniemi na Arabském poloostrově dochází k toku genů a sdílení alel.

5. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

Agarwal, I., Bauer, A. M., Jackman, T. R. & Karanth, P. 2014. Cryptic species and Miocene diversification of Palearctic naked-toed geckos (Squamata: Gekkonidae) in the Indian dry zone. *Zoologica Scripta*, 43(5), 455-471.

Aghová, T., Benda, P., Brejcha, J., Dolejš, P., Kyrálová, E., Mlíkovský, J., Moravec, J., Šanda, R., Štundl, J., Tkoč, M. & Vondráček, D. 2019. Metodika správy a evidence tkáňové zoologické sbírky a determinace zoologického sbírkového materiálu na základě analýzy DNA. Národní muzeu, Praha, 111pp. ISBN 978-80-7036-625-7.

Amer, S. A. M. & Kumazawa, Y. 2005. Mitochondrial DNA sequences of the Afro-Arabian spiny-tailed lizards (genus *Uromastix*: family Agamidae): phylogenetic analyses and evolution of gene arrangements. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(2), 247-260.

Anderson, J. 1898. Zoology of Egypt. Vol. 1. Reptilia and Batrachia. B. Quaritch, London, United Kingdom. 372pp.

Anderson, S. C. 1973. A new species of *Bunopus* (Reptilia: Gekkonidae) from Iran and a key to lizards of the genus *Bunopus*. *Herpetologica*, 29(4), 355-358.

Anderson, S. C. 1999. The lizards of Iran. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York. 442pp. ISBN 0-916984-49-4.

Angel, F. 1936. Reptiles et batraciens de Syrie et de Mésopotamie récoltés par M. P. Pallary. *Bulletin de l'Institut d'Egypte*, 18, 107-116.

Arnold, E. N. 1980. The Reptiles and Amphibians of Dhofar, Southern Arabia. *Journal of Oman Studies, Special Report*, 2, 273-332.

Arnold, E. N. 1987. Zoogeography of the Reptiles and Amphibians of Arabia. *Proceedings of the Symposium on the Fauna and Zoogeography of the Middle East*, Mainz, 1985 (ed. by F. Krupp, W. Schneider and R. Kinzelbach), pp. 245-256. Hubert & Co., Göttingen, Germany.

Arnold, E. N. & Leviton, A. E. 1977. A revision of the lizard genus *Scincus* (Reptilia: Scincidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, 31(5), 187-248.

Arnold, E. N. & Poinar, G. 2008. A 100 million year old gecko with sophisticated adhesive toe pads, preserved in amber from Myanmar. *Zootaxa*, 1847, 62-68.

Arnold, E. N., Robinson, M. D. & Carranza, S. 2009. A preliminary analysis of phylogenetic relationships and biogeography of the dangerously venomous Carpet Vipers, *Echis* (Squamata, Serpentes, Viperidae) based on mitochondrial DNA sequences. *Amphibia-Reptilia*, 30(2), 273-282.

Badiane, A., Garcia-Porta, J., Červenka, J., Kratochvíl, L., Sindaco, R., Robinson, M. D., Morales, H., Mazuch, T., Price, T., Amat, F., Shobrak, M. Y., Wilms, T., Simó-Riudalbas, M., Ahmadzadeh, F., Papenfuss, T. J., Cluchier, A., Viglione, J. & Carranza, S. 2014. Phylogenetic relationships of Semaphore geckos (Squamata: Sphaerodactylidae: Pristurus) with an assessment of the taxonomy of *Pristurus rupestris*. *Zootaxa*, 3835(1), 33-58.

Baha El Din, S. 2006. A Guide to the Reptiles and Amphibians of Egypt. American University in Cairo Press, Cairo, Egypt. 320pp. ISBN 977-424-979-8.

Bar, A. & Haimovitch, G. 2011. A Field Guide to Reptiles and Amphibians of Israel. Pazbar Ltd., Israel, 246pp. ISBN 978-965-91880-0-0.

Barlow, A., Baker, K., Hendry, C. R., Peppin, L., Phelps, T., Tolley, K. A., Wüster, C. E. & Wüster, W. 2013. Phylogeography of the widespread African puff adder (*Bitis arietans*) reveals multiple Pleistocene refugia in southern Africa. *Molecular Ecology*, 22(4), 1134-1157.

Bauer, A. M. 2013. Geckos: The Animal Answer Guide. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 192pp. ISBN 978-1421408538.

Bauer, A. M., Masroor, R., Titus-McQuillan, J., Heinicke, M. P., Daza, J. D. & Jackman, T. R. 2013. A preliminary phylogeny of the Palearctic naked-toed geckos (Reptilia: Squamata: Gekkonidae) with taxonomic implications. *Zootaxa*, 3599(4), 301-324.

Bauer, A. M. & Russell, A. P. 1991. Pedal specialisations in dune-dwelling geckos. *Journal of Arid Environments*, 20, 43-62.

Bosworth, W., Huchon, P. & McClay, K. 2005. The Red Sea and Gulf of Aden Basins. *Journal of African Earth Sciences*, 43(1-3), 334-378.

Bouckaert, R., Alvarado-Mora, M. V., Pinho, J. R. 2013. Evolutionary rates and HBV: issues of rate estimation with Bayesian molecular methods. *Antiviral Therapy*, 18, 497-503.

Bouckaert, R., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, Ch. H., Xie, D., Suchard, M. A., Rambaut, A. & Drummond, A. J. 2014. BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Computational Biology*, 10(4).

Burriel-Carranza, B., Tarroso, P., Els, J., Garder, A., Soorae, P., Mohammd, A. A., Tubati, S. R. K., Eltayeb, M. M., Shan, J. N., Tejero-Cicuéndez, H., Simó-Riudalbas, M., Pleguezuelos, J. M., Fernández-Guiberteau, D., Šmíd, J. & Carranza, S. 2019. An integrative assesment of th diversity phylogeny, distribution, and conservation of the terrestrial reptiles (Sauropsida, Squamata) of the United Arab Emirates. *PLoS ONE*, 14(5).

Carranza, S. & Arnold, E. N. 2006. Systematics, biogeography, and evolution of *Hemidactylus* geckos (Reptilia: Gekkonidae) elucidated using mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38, 531-545.

Carranza, S. & Arnold, E. N. 2012. A review of the geckos of the genus *Hemidactylus* (Squamata: Gekkonidae) from Oman base on morphology, mitochondrial and nuclear data, with descriptions of eight new species. *Zootaxa*, 3378, 1-95.

Carranza, S., Simó-Riudalbas, M., Jayasinghe, S., Wilms, T. & Els, J. 2016. Microendemicity in the northern Hajar Mountains of Oman and the United Arab Emirates with the description of two new species of geckos of the genus *Asaccus* (Squamata: Phyllodactylidae). *PeerJ*, 4.

Carranza, S., Xipell, M., Tarroso, P., Gardner, A. S., Arnold, E. N., Robinson, M. D., Simó-Riudalbas, M., Vasconcelos, R., de Pous, P., Amat, F., Šmíd, J., Sindaco, R., Metallinou, M., Els, J., Pleguezuelos, J. M., Machado, L., Donaire, D., Martínez, G., Garcia-Porta, J., Mazuch, T., Wilms, T., Gebhart, J., Aznar, J., Gallego, J., Zwanzig, B. M., Fernandez-Guiberteau, D., Papenfuss, T., Al Saadi, S., Alghafri, A., Khalifa, S., Al Farqani, H., Bilal, S. B., Alazri, I. S., Al Adhoobi, A. S., Al Omairi, Z. S., Al Shariyani, M., Al Kiyumi, A., Al Sariri, T., Al Shukaili, A. S. & Al Akhzami, S. N. 2018. Diversity, distribution and conservation of the terrestrial reptiles of Oman (Sauropsida, Squamata). *PLoS ONE*, 13(2).

- Castresana, J. 2000.** Selection of Conserved Blocks from Multiple Alignments for Their Use in Phylogenetic Analysis. *Molecular Biology and Evolution*, 17(4), 540-552.
- Clement, M., Posada, D. & Crandall, K. A. 2000.** TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, 9(10), 1657-1659.
- Červenka, J., Kratochvíl, L. & Frynta, D. 2008.** Phylogeny and taxonomy of the Middle Eastern geckos of the genus *Cyrtopodion* and their selected relatives. *Zootaxa*, 1931(1), 25-36.
- Červenka, J., Frynta, D. & Kratochvíl, L. 2010.** Phylogenetic relationships of the gecko genus *Carinatogekko* (Reptilia: Gekkonidae). *Zootaxa*, 2636(1), 59-64.
- Davison, I., Al Kadasi, M., Al Khirbash, S., Al Subbary, A. K., Baker, J., Blakey, S., Bosence, D., Dart, Ch., Heaton, R., McClay, K., Menzies, M., Nichols, G., Owen, L. & Yelland, A. 1994.** Geological evolution of the southeastern Red Sea Rift margin, Republic of Yemen. *Geological Society of America Bulletin*, 106(11), 1474-1493.
- Disi, A. M. 1996.** A contribution to the knowledge of the herpetofauna of Jordan. VI. The Jordanian herpetofauna as a zoogeographic indicator. *Herpetozoa*, 9(1/2), 71-81.
- Disi, A. M. 2011.** Review of the lizard fauna of Jordan. *Zoology in the Middle East*, 54(3), 89-102.
- Disi, A. M., Modrý, D., Nečas, P. & Rifai, L. 2001.** The Amphibians and Reptiles of the Hashemite Kingdom of Jordan. An Atlas and Field guide. Edition Chimaira, Frankfurt am Main, 408pp. ISBN 3-930612-12-7.
- Drummond, A. J., Suchard, M. A., Xie, D. & Rambaut, A. 2012.** Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution*, 29(8), 1969-1973.
- Dufresnes, Ch., Mazepa, G., Jablonski, D., Sadek, R. A. & Litvinchuk, S. N. 2019.** A river runs through it: tree frog genomics supports the Dead Sea Rift as a rare phylogeographical break. *Biological Journal of the Linnean Society*, 128(1), 130-137.
- Edgell, H. S. 2006.** Arabian deserts: Nature, Origin and Evolution. Springer, Dordrecht, The Netherlands. 592pp. ISBN 978-1-4020-3969-0.

- Feng, J., Han, D., Bauer, A. M. & Zhou, K. 2007.** Interrelationships among gekkonid geckos inferred from mitochondrial and nuclear gene sequences. *Zoological Science*, 24, 656-665.
- Ficetola, G. F., Faaschi, M., Bonardi, A., Padoa-Schioppa, E. & Sindaco, R. 2018.** Biogeographical structure and endemism pattern in reptiles of the Western Palearctic. *Progress in Physical Geography*, 42(2), 220-236.
- Fleitmann, D., Matter, A., Burns, S. J., Al Subbary, A. & Al Aowah, M. A. 2004.** Geology and Quaternary climate history of Socotra. *Fauna of Arabia*, 20, 27-43.
- Flot, J. F. 2010.** SeqPHASE: a web tool for interconverting PHASE input/output files and FASTA sequence alignments. *Molecular Ecology Resources*, 10(1), 162-166.
- Flower, S. 1933.** Notes on the recent reptiles and amphibians of Egypt, with a list of the species recorded from that Kingdom. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1933, 735-854.
- Fujita, M. K. & Papenfuss, T. J. 2011.** Molecular systematics of *Stenodactylus* (Gekkonidae), an Afro-Arabian gecko species complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58, 71-75.
- Gamble, T., Bauer, A. M., Colli, G. R., Greenbaum, E., Jackman, T. R., Vitt, L. J. & Simons, A. M. 2011.** Coming to America: multiple origins of New World geckos. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 231-244.
- Gamble, T., Greenbaum, E., Jackman, T. R., Russell, A. P. & Bauer, A. M. 2012.** Repeated Origin and Loss of Adhesive Toepads in Geckos. *PLoS ONE*, 7(6).
- Gamble, T., Greenbaum, E., Jackman, T. R. & Bauer, A. M. 2015.** Into the light: diurnality has evolved multiple times in geckos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115(4), 896-910.
- Garcia-Porta, J., Simó-Riudalbas, M, Robinson, M. & Carranza, S. 2017.** Diversification in arid mountains: biogeography and cryptic diversity of *Pristurus rupestris rupestris* in Arabia. *Journal of Biogeography*, 44(8), 1694-1704.
- Gardner, A. S. 2013.** The Amphibians and Reptiles of Oman and the UAE. Edition Chimaira, Frankfurt am Main, 480pp. ISBN 978-3-89973-433-1.

Gholamifard, A. 2011. Endemism in the reptile fauna of Iran. *Iranian Journal of Animal Biosystematics*, 7(1), 13-29.

Gvoždík, V., Moravec, J., Klütsch, C. & Kotlík, P. 2010. Phylogeography of the Middle Eastern tree frogs (*Hyla*, Hylidae, Amphibia) as inferred from nuclear and mitochondrial DNA variation, with a description of a new species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55(3), 1146-1166.

Haas, G. 1951. On the present state of our knowledge of the herpetofauna of Palestine. *Bulletin of the Research Council of Israel*, 1, 67-95.

Han, D., Zhou, K. & Bauer, A. M. 2004. Phylogenetic relationships among the higher taxonomic categories of gekkotan lizards inferred from C-mos nuclear DNA sequences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83, 353-368.

Holt, B. G., Lessard, J. P., Borregaard, M. K., Fritz, S. A., Araújo, M. B., Dimitrov, D., Fabre, P. H., Graham, C. H., Graves, G. R., Jönsson, K. A., Nogués-Bravo, D., Wang, Z., Whittaker, R. J., Fjeldså, J. & Rahlbek, C. 2013. An Update of Wallace's Zoogeographic Regions of the World. *Science*, 339(6115), 74-78.

Kamali, K. & Mozaffari, O. 2013. New data on the distribution of thick-tailed tuberculate gecko, *Bunopus crassicauda* (Sauria: Gekkonidae) in Iran. *Herpetology Notes*, 6, 281-283.

Katoh, K., Rozewicki, J. & Yamada, K. D. 2019. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*, 20(4), 1160-1166.

Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, Ch., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P., Drummond, A. 2012. Geneious Basic: An integrated and extendable desktop software platform for organisation and analysis of sequence data. *Bioinformatics*, 28(12), 1647-1649.

Khan, M. S. 2002. Key and checklist to the lizards of Pakistan (Reptilia: Squamata: Sauria). *Herpetozoa*, 15(3/4), 99-119.

Khosravani, A., Rastegar-Pouyani, N., Rastegar-Pouyani, E. & Oraie, H. 2015. Geographic Variation of Morphological Characters in *Bunopus tuberculatus* Blanford 1874 (Squamata: Gekkonidae) in Iran. *Herpetologica*, 71(2), 152-159.

Khosravani, A., Rastegar-Pouyani, E., Rastegar-Pouyani, N., Oraie, H. & Papenfuss, T. J. 2017. Resolving species delimitation within the genus *Bunopus* Blanford, 1874 (Squamata: Gekkonidae) in Iran using DNA barcoding approach. *Zootaxa*, 4365(4), 467-479.

Kluge, A. G. 1967. Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 135, 1-60.

Kluge, A. G. 1987. Cladistic relationships in the Gekkonidea (Squamata, Sauria). *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 173, 1-54.

Krysko, K. L., Rehman, H. & Auffenberg, K. 2007. A new species of *Cyrtopodion* (Gekkonidae: Gekkoninae) from Pakistan. *Herpetologica*, 63(1), 100-113.

Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, Ch., Tamura, K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6), 1547-1549.

Kusky, T., Robinson, C. & El Baz, F. 2005. Tertiary-Quaternary faulting and uplift in the northern Oman Hajar Mountains. *Journal of the Geological Society*, 162, 871-888.

Lambeck, K. 1996. Shoreline reconstructions for the Persian Gulf since the last glacial maximum. *Earth and Planetary Science Letters*, 142(1-2), 43-57.

Lanfear, R., Frandsen, P. B., Wright, A. M., Senfeld, T. & Calcott, R. 2016. PartitionFinder 2: New Methods for Selecting Partitioned Models of Evolution for Molecular and Morphological Phylogenetic Analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 34(3), 772-773.

Leviton, A. E., & Anderson, S. C. 1967. Survey of the reptiles of the Sheikdom of Abu Dhabi, Arabian Peninsula. Part II. Systematic account of the collection of reptiles made in the Sheikdom of Abu Dhabi by John Gasperetti. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 4, 35(9), 157-192.

Leigh, J. W. & Bryant, D. 2015. PopART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1110-1116.

Leviton, A. E., Anderson, S. C., Adler, K. K. & Minton, S. A. 1992. Handbook to Middle East Amphibians and Reptiles. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Oxford, Ohio, 252pp. ISBN 978-0916984236.

Loveridge, A. 1947. Revision of the African lizard of the family Gekkonidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 98, 1-469.

Macey, J. R., Ananjeva, N. B., Wang, Y. & Papenfuss, T. J. 2000. Phylogenetic Relationships Among Asian Gekkonid Lizards Formerly of the Genus *Cyrtodactylus* Based on Cladistic Analyses of Allozymic Data: Monophyly of *Cyrtopodion* and *Mediodactylus*. *Journal of Herpetology*, 34(2), 258-265.

Macey, J. R., Kuehl, J. V., Larson, A., Robinson, M. D., Ugurtas, I. H., Ananjeva, N. B., Rahman, H., Javed, H. I., Osman, R. M., Doumma, A. & Papenfuss, T. J. 2008. Socotra Island the forgotten fragment of Gondwana: Unmasking chameleon lizard history with complete mitochondrial genomic data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49, 1015-1018.

Machado, L., Šmíd, J., Mazuch, T., Sindaco, R., Said Al Shukaili, A. & Carranza, S. 2018. Systematics of the Saharo-Arabian clade of the Palearctic naked-toed geckos with description of a new species of *Tropicolotes* endemic to Oman. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 57(1), 159-178.

Macholán, M. 2014. Základy fylogenetické analýzy. Masarykova univerzita, Brno, 289pp. ISBN 978-80-210-6363-1.

Marx, H. 1968. Checklist of The Reptiles and Amphibians of Egypt. Special Publication of the United States Navy Medical Research Unit 3, Cairo, Egypt.

Melnikov, D., Melnikova, E., Nazarov, R., Al Johany, A. & Ananjeva, N. B. 2015. A new species of *Phrynocephalus* (Agamidae, Sauria) from Al Sharqiyah Sands, northeastern Oman, dedicated to the memory of Sako Tuniyev (1983-2015). *Russian Journal of Herpetology*, 22(4), 301-309.

Mendes, J., Salvi, D., Harris, D. J., Els, J. & Carranza, S. 2018. Hidden in the Arabian Mountains: Multilocus phylogeny reveals cryptic diversity in the endemic *Omanosaura* lizards. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 56(3), 395-407.

- Metallinou, M., Arnold, E. N., Crochet, P. A., Geniez, P., Brito, J. C., Lymberakis, P., Baha El Din, S., Sindaco, R., Robinson, M. & Carranza, S. 2012.** Conquering the Sahara and Arabian deserts: systematics and biogeography of *Stenodactylus* geckos (Reptilia: Gekkonidae). *BMC Evolutionary Biology*, 12, 258.
- Metallinou, M. & Carranza, S. 2013.** New species of *Stenodactylus* (Squamata: Gekkonidae) from the Sharqiyah Sands in northeastern Oman. *Zootaxa*, 3745(4), 449-468.
- Metallinou, M., Vasconcelos, R., Šmíd, J., Sindaco, R. & Carranza, S. 2014.** Filling in the gap: two new records and updated distribution map for the Gulf Sand gecko *Pseudoceramodactylus khobarensis* Haas, 1957. *Biodiversity Data Journal*, 2, e4011.
- Metallinou, M., Červenka, J., Crochet, P. A., Kratochvíl, L., Wilms, T., Geniez, P., Shobrak, M. Y., Brito, J. C. & Carranza, S. 2015.** Species on the rocks: Systematics and biogeography of the rock-dwelling *Ptyodactylus* geckos (Squamata: Phyllodactylidae) in North Africa and Arabia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 85, 208-220.
- Miller, M. A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. 2010.** Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 14 Nov. 2010 (phylo.org), New Orleans, Louisiana, pp 1-8.
- Minton, S.A. 1966.** A contribution to the herpetology of West Pakistan. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 134(2), 27-184.
- Moravec, J., Kratochvíl, L., Amr, Z. S., Jandzik, D., Šmíd, J. & Gvoždík, V. 2011.** High genetic differentiation within the *Hemidactylus turcicus* complex (Reptilia: Gekkonidae) in the Levant, with comments on the phylogeny and systematics of the genus. *Zootaxa*, 2894(1), 21-38.
- Mouthereau, F. 2011.** Timing of uplift in the Zagros belt/Iranian plateau and accommodation of late Cenozoic Arabia-Eurasia convergence. *Geological Magazine*, 148(5-6), 726-738.
- Nazarov, R. A. & Rajabizadeh, M. 2007.** A new species of angular-toed gecko of the genus *Cyrtopodion* (Squamata: Sauria: Gekkonidae) from south-east Iran (Sistan-Baluchistan province). *Russian Journal of Herpetology*, 14(2), 137-144.

- Nazarov, R., Ananjeva, N. & Radjabizadeh, M. 2009.** Two new species of angular-toed geckoes (Squamata: Gekkonidae) from south Iran. *Russian Journal of Herpetology*, 16(4), 311-324.
- Nazarov, R. A., Ananjeva, N. & Papenfuss, T. J. 2011.** A new species of thin-toed geckos *Cyrtopodion sensu lato* (Squamata: Sauria: Gekkonidae) from Balochistan province, south Pakistan. *Russian Journal of Herpetology*, 18(2), 130-136.
- Nazarov, R. A., Bondarenko, D. A. & Radjabizadeh, M. 2012.** A new species of thind-toed geckos *Cyrtopodion sensu lato* (Squamata: Sauria: Gekkonidae) from Hormozgan province, south Iran. *Russian Journal of Herpetology*, 19(4), 292-298.
- Nazarov, R., Melnikov, D. & Melnikova, E. 2013.** Three new species of *Ptyodactylus* (Reptilia; Squamata; Pyllodactylidae) from the Middle East. *Russian Journal of Herpetology*, 20(2), 147-162.
- Nazarov, R. A., Radjabizadeh, M., Poyarkov, N. A. Jr., Ananjeva, N. B., Melnikov, D. A. & Rastegar-Pouyani, E. 2017.** A new species of frog-eyed gecko, genus *Teratoscincus* STRAUCH, 1863 (Squamata: Sauria: Sphaerodactylidae), from central Iran. *Russian Journal of Herpetology*, 24(4), 291-310.
- Nazarov, R. A., Melnikov D. A., Radjabizadeh, M. & Poyarkov, N. A. Jr. 2018.** A new species of short-fingered geckos *Stenodactylus* (Squamata, Geckonidae) from South Iran with taxonomic notes on validity of the genus *Trigonodactylus* Hass, 1957. *Zootaxa*, 4457(1), 93-113.
- Papenfuss, T. J., Jackman, T. R., Bauer, A. M., Stuart, B. L., Robinson, M. D. & Parham, J. F. 2009.** Phylogenetic Relationships among Species in the Sphaerodactylid Lizard Genus *Pristurus*. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 4, 60(19), 675-681.
- Papenfuss, T. J., Jackman, T. R., Bauer, A. M., Stuart, B. L., Robinson, M. D. & Parham, J. F. 2010.** Phylogenetic Relationships Among Species of Southwest Asian Leaf-toed Geckos (*Asaccus*). *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 4, 61(13), 587-596.
- Pola, L., Hejduk, V., Zíka, A., Winkelhöfer, T., Šmíd, J., Carranza, S., Shobrak, M., Abu Baker, M., Amr, Z. S.** Small and overlooked: Phylogeny of the genus *Trigonodactylus*

(Squamata: Gekkonidae), with the first record of *Trigonodactylus arabicus* from Jordan. (v přípravě; odesláno k recenznímu řízení *Saudi Journal of Biological Sciences*).

Pook, C. E., Joger, U., Stümpel, N. & Wüster, W. 2009. When continents collide: Phylogeny, historical biogeography and systematics of the medically important viper genus *Echis* (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(3), 792-807.

Portik, D. M. & Papenfuss, T. J. 2012. Monitors cross the Red Sea: The biogeographic history of *Varanus yemenensis*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(1), 561-565.

Portik, D. M., Wood, P. L. Jr., Grismer, J. L., Stanley, E. L. Jackman, T. R. 2012. Identification of 104 rapidly-evolving nuclear protein-coding markers for amplification across scaled reptiles using genomic resources. *Conservation Genetics Resources*, 4, 1-10.

Portillo, F., Stanley, E. L., Branch, W. R., Conradie, W., Rödel, O., Penner, J., Barej, M. F., Kusamba, Ch., Muninga, W. M., Aristote, M. M., Bauer, A. M., Trape, J. F., Nagy, Z. T., Carlino, P., Pauwels, O. S. G., Menegon, M., Ineich, I., Burger, M., Zassi-Boulou, A. G., Mazuch, T., Jackson, K., Hughes, D. F., Behangana, M. & Greenbaum, E. 2019. Evolutionary history of burrowing asps (Lamprophiidae: Atractaspidinae) with emphasis on fang evolution and prey selection. *PLoS ONE*, 14(4).

de Pous, P., Simó-Riudalbas, M., Els, J., Jayasinghe, S., Amat, F. & Carranza, S. 2016a. Phylogeny and biogeography of Arabian populations of the Persian Horned Viper *Pseudocerastes persicus* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854). *Zoology in the Middle East*, 62(3), 231-238.

de Pous, P., Machado, L., Metallinou, M., Červenka, J., Kratochvíl, L., Paschou, N., Mazuch, T., Šmíd, J., Simó-Riudalbas, M., Sanuy, D. & Carranza, S. 2016b. Taxonomy and biogeography of *Bunopus spatulurus* (Reptilia; Gekkonidae) from the Arabian Peninsula. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 54(1), 67-81.

Pyron, R. A., Burbrink F. T. & Wiens J. J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13, 93.

Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G. & Suchard, M. A. 2018. Posterior Summarization in Bayesian Phylogenetics Using Tracer 1.7. *Systematics and Evolution*, 67(5), 901-904.

Razzetti, E., Sindaco, R., Grieco, C., Pela, F., Ziliani, U., Pupin, F., Riservato, E., Pellitteri-Rosa, D., Butikofer, L., Suleiman, A. S., Al Aseily, B. A., Carugati, C., Boncompagni, E. & Fasola, M. 2011. Annotated checklist and distribution of the Socotran Archipelago Herpetofauna (Reptilia). *Zootaxa*, 2826(1), 1-44.

Saberi-Pirooz, R., Shahriari, A., Ahmadzadeh, F., Javidkar, M., Oladi, M. & Aghbolaghi, M. A. 2019. Dispersal beyond geographic barriers: a contribution to the phylogeny and demographic history of *Prisuturs rupestris* Blanford, 1874 (Squamata: Sphaerodactylidae) from southern Iran. *Zoology*, 134, 8-15.

Safaei-Mahroo, B., Ghaffari, H., Fahimi, H., Broomand, S., Yazdanian, M., Najafi Majd, E., Hosseini Yousefkhani, S. S., Rezazadeh, E., Hosseinzahed, M. S., Nasrabadi, R., Rajabizadeh, M., Mashayekhi, M., Motesharei, A., Naderi, A. & Kazemi, S. M. 2015. The Herpetofauna of Iran: Checklist of Taxonomy, Distribution and Conservation Status. *Asian Herpetological Research*, 6(4), 257-290.

Safaei-Mahroo, B., Ghaffari, H. & Anderson, S. C. 2016. A new genus and species of gekkonid lizard (Squamata: Gekkota: Gekkonidae) from Hormozgan Province with a revised key to gekkonid genera of Iran. *Zootaxa*, 4109(4), 428-444.

Schmidt, K. P. 1939. Reptiles and Amphibians from Southwestern Asia. *Zoological Series of Field Museum of Natural History*, 24(7), 49-92.

Simó-Riudalbas, M., Metallinou, M., de Pous, P., Els, J., Jayasinghe, S., Péntek-Zakar, E., Wilms, T., Al Saadi, S. & Carranza, S. 2017a. Cryptic diversity in *Ptyodactylus* (Reptilia: Gekkonidae) from the northern Hajar Mountains of Oman and the United Arab Emirates uncovered by an integrative taxonomic approach. *PLoS ONE*, 12(8).

Simó-Riudalbas, M., Tarroso, P., Papenfuss, T., Al Sariri, T. & Carranza, S. 2017b. Systematics, biogeography and evolution of *Asaccus gallagheri* (Squamata, Phyllodactylidae) with the description of a new endemic species from Oman. *Systematics and Biodiversity*, 16(4), 323-339.

Simó-Riudalbas, M., Tamar, K., Šmíd, J., Mitsi, P., Sindaco, R., Chirio, L. & Carranza, S. 2019. Biogeography of *Mesalina* (Reptilia: Lacertidae), with special emphasis on the

Mesalina adramitana group from Arabia and the Socotra Archipelago. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 137, 300-312.

Sindaco, R. & Jeremčenko, V. 2008. The Reptiles of the Western Palearctic. 1. Annotated checklist and distributional atlas of the turtles, crocodils, amphisbaenians and lizards of Europe, North Africa Middle East and Central Asia. Edizioni Belvedere, Latina (Italy), 579pp. ISBN 978-88-89504-14-7.

Sindaco, R., Venchi, A. & Grieco, C. 2013. The Reptiles of the Wesern Palearctic. 2. Annotated Checklist and Distributional Atlas of the Snakes of Europe, North Africa, Middle East and Central Asia, with an Update to Volume 1. Edizioni Belvedere, Latina (Italy), 544pp. ISBN 978-88-89504-34-5.

Smith, M. A. 1935. Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Reptilia and Amphibia, Vol. II. Sauria. *Taylor and Francis*, London, 440pp.

Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30(9), 1312-1313.

Stephens, M., Smith, N. J. & Donnelly, P. 2001. A new statistical method for haplotype reconstruction from population data. *The American Journal of Human Genetics*, 68, 978-989.

Strauch, A. A. 1887. Bemerkungen über die Geckoniden-Sammlung im zoologischen Museum der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg. *Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg*, Series 7, 35, 1–72.

Szczerbak, N. N. & Golubev, M. L. 1996. Gecko Fauna of the USSR and Contiguous Regions. [English editon translated from the Russian]. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York. 233pp. ISBN 978-0916984397.

Šmíd, J., Carranza, S., Kratochvíl, L., Gvoždík, V., Nasher, A. K. & Moravec, J. 2013. Out of Arabia: A complex Biogeographic History of Multiple Vicariance and Dispersal Events in the Gecko Genus *Hemidactylus* (Reptilia: Gekkonidae). *PLoS ONE*, 8(5).

Šmíd, J., Moravec, J., Kodym, P., Kratochvíl, L., Hosseinian Yousefkhani, S. S., Rastegar-Pouyani, E. & Frynta, D. 2014. Annotated checklist and distribution of the lizards of Iran. *Zootaxa*, 3855(1), 1-97.

Šmíd, J., Moravec, J., Kratochvíl, L., Nasher, A. K., Mazuch, T., Gvoždík, V. & Carranza, S. 2015. Multilocus phylogeny and taxonomic revision of the *Hemidactylus robustus* species group (Reptilia, Gekkonidae) with descriptions of three new species from Yemen and Ethiopia. *Systematics and Biodiversity*, 13(4), 346-368.

Šmíd, J., Shobrak, M., Wilms, T., Joger, U. & Carranza, S. 2017. Endemic diversification in the mountains: genetic, morphological, and geographical differentiation of the *Hemidactylus* geckos in southwestern Arabia. *Organisms Diversity & Evolution*, 17, 267-285.

Talavera, G. & Castresana, J. 2007. Improvement of Phylogenies after Removing Divergent and Ambiguously Aligned Blocks from Protein Sequence Alignments. *Systematic Biology*, 56(4), 564-577.

Tamar, K., Metallinou, M., Wilms, T., Schmitz, A., Crochet, P. A., Geniez, P. & Carranza, S. 2017. Evolutionary history of spiny-tailed lizards (Agamidae: *Uromastyx*) from the Saharo-Arabian region. *Zoologica Scripta*, 47(2), 159-173.

Tamar, K., Mitsi, P. & Carranza, S. 2018. Cryptic diversity revealed in the leaf-toed gecko *Asaccus montanus* (Squamata, Phyllodactylidae) from the Hajar Mountains of Arabia. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 57(2) 369-382.

Tamar, K., Mitsi, P., Simó-Riudalbas, M., Tejero-Cicuéndez, H., Al Sariri, T. & Carranza, S. 2019. Systematics, biogeography, and evolution of *Pristurus minimus* (Squamata, Sphaerodactylidae) with the discovery of the smallest Arabian vertebrate. *Systematics and Biodiversity*, 17(4), 349-366.

Trape, J. F., Chirio, L., Broadley, D. G. & Wüster, W. 2009. Phylogeography and systematic revision of the Egyptian cobra (Serpentes: Elapidae: *Naja haje*) species complex, with the description of a new species from West Africa. *Zootaxa*, 2236(1), 1-25.

Uetz, P., Freed, P. & Hošek, J. 2020a. The Reptile Database. [citováno 7.2020]. Dostupné z <http://reptile-database.org/>.

Uetz, P., Slavenko, A., Meiri, S. & Heinicke, M. 2020b. Gecko diversity: a history of global discovery. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 1-9.

Uchupi, E., Swift, S. A. & Ross, D. A. 1999. Late Quaternary stratigraphy, Paleoclimate and neotectonism of the Persian (Arabian) Gulf region. *Marine Geology*, 160(1-2), 1-23.

Underwood, G. 1954. On the classification and evolution of geckos. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 14, 469-492.

Vargas-Ramírez, M., Vences, M., Branch, W. R., Daniels, S. R., Glaw, F., Hofmeyr, M. D., Kuchling, G., Maran, J., Papenfuss, T. J., Šíroký, P., Vieites, D. R. & Fritz, U. 2010. Deep genealogical lineages in the widely distributed African helmeted terrapin: Evidence from mitochondrial and nuclear DNA (Testudines: Pelomedusidae: *Pelomedusa subrufa*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56(1), 428-440.

Vigna Taglianti, A., Audisio, P. A., Biondi, M., Bologna, M. A., Carpaneto, G. M., De Biase, A., Fattorini, S., Piatella, E., Sindaco, R., Venchi, A. & Zapparoli, M. 1999. A proposal for a chorotype classification of the Near East fauna, in the framework of the Western Palearctic region. *Biogeographia*, 20, 31-59.

Wagner, P., Bauer, A. M., Leviton, A. E., Wilms, T. M. & Böhme, W. 2016. A checklist of the Amphibians and Reptiles of Afghanistan, Exploring Herpetodiversity using Biodiversity Archives. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 4, 63(13), 451-565.

Werner, Y. L. 1987. Gekkonid Lizards from Five Quarters Meet in Israel. *The Bulletin of the Philadelphia Herpetological Society*, 31, 20-33.

Yousefkhani, S. S. H., Aliabadian, M., Rastegar-Pouyani, E. & Darvish, J. 2017. Geographic variation in morphology of the genus *Agamura* Blanford, 1874 in Iran. *Amphibia-Reptilia*, 38, 449-459.

Yousefkhani, S. S. H., Aliabadian, M., Rastegar-Pouyani, E., Darvish, J., Shafiei, S. & Sehhatisabet, M. E. 2018. Description of a new species of the genus *Agamura* Blanford, 1874 (Squamata: Gekkonidae) from the southern Iran. *Zootaxa*, 4457(2), 325-331.

Yousefkhani, S. S. H., Aliabadian, M., Rastegar-Pouyani, E. & Darvish, J. 2019. Taxonomic revision of the spider gekos of the genus *Agamura* sensu lato Blanford, 1874 (Sauria: Gekkonidae) in the Iranian Plateau. *Herpetological Journal*, 29(1), 1-12.

Zheng, Y. & Wiens, J. J. 2016. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 537-547.

6. PŘÍLOHY

Příloha 1 – Primery použité v této práci společně s jejich sekvencemi, délkami amplifikovaných úseků (amplikonů), PCR podmínkami a originálními referencemi.

Marker	Název primeru	Orientace	Sekvence primeru (5' – 3')	Délka amplikonu	PCR podmínky	Reference
12S	12Sa	F	AAACTGGGATTAGATACCCCACTAT	394-397 bp	94°C (5'), 35x [94° (30''), 48° (45''), 72° (1')], 72° (5')	Kocher et al., 1989
	12Sb	R	GAGGGTGACGGGCGGTGTGT			
COI	ReptCOI-F	F	TNTTMTCAACNAACCACAAAGA	664 bp	94° (4'), 36x [94° (40''), 49° (40''), 72° (80'')], 72° (10')	Nagy et al. 2012
	ReptCOI-R	R	ACTTCTGGRTGKCCAAARAATCA			
c-mos	FU-F	F	TTTGGTTCKGTCTACAAGGCTAC	394 bp	94° (5'), 35x [94° (30''), 53° (45''), 72° (1')], 72° (10')	Gamble et al. 2008
	FU-R	R	AGGGAACATCCAAAGTCTCCAAT			
RAG2	PY1-F	F	CCCTGAGTTTGGATGCTGTACTT	410 bp	94° (5'), 35x [94° (30''), 53° (45''), 72° (1')], 72° (10')	
	PY1-R	R	AACTGCCTRTTGTCCCCTGGTAT			

Gamble, T., Bauer, A. M., Greenbaum, E. & Jackman, T. R. 2008. Evidence for Gondwanan vicariance in an ancient clade of gecko lizards. *Journal of Biogeography*, 35, 88-104.

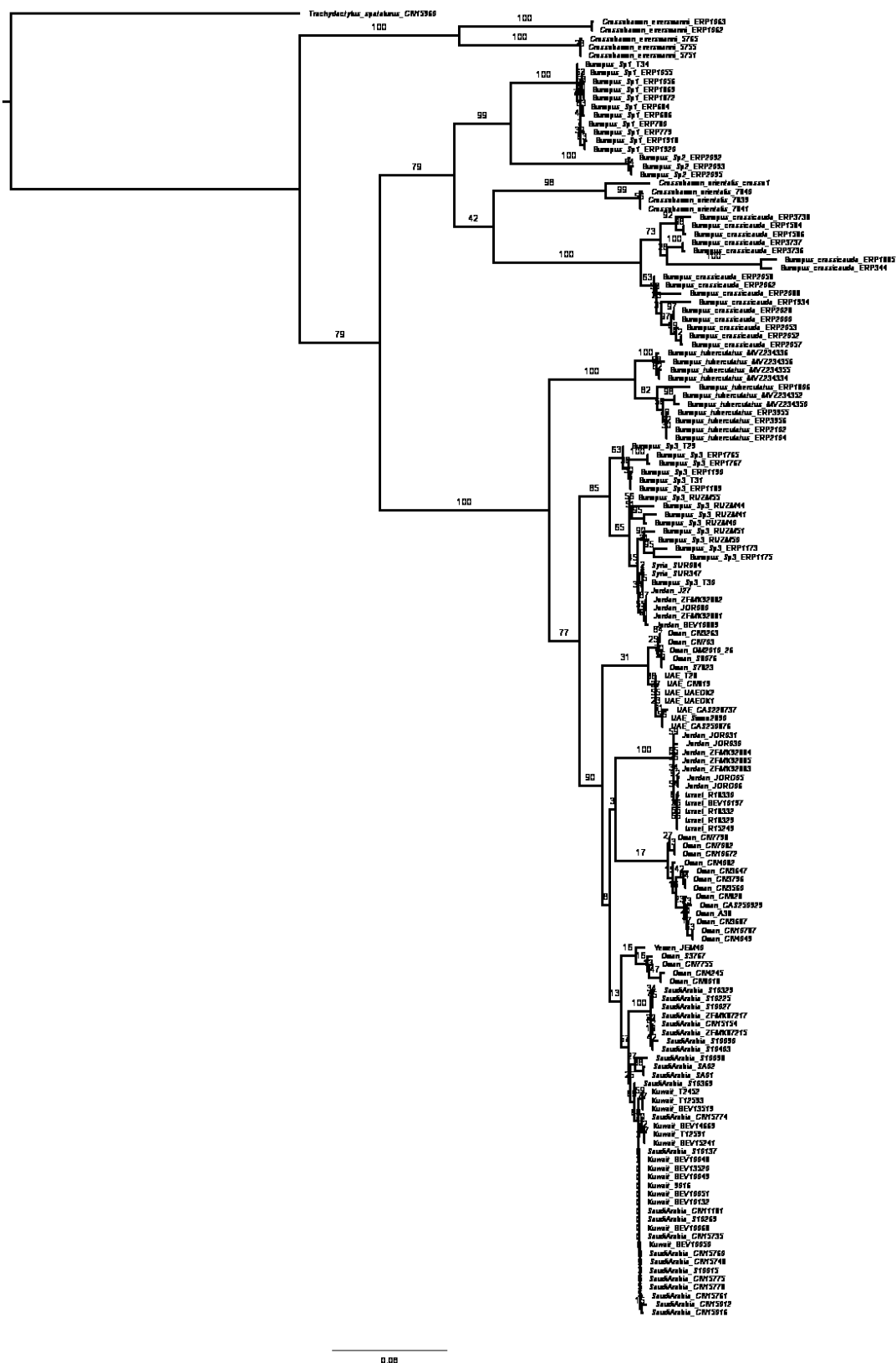
Kocher, T.D., Thomas, W.K., Meyer, A., Edwards, S.V., Pääbo, S., Vilablanca, F.X. & Wilson, A.C., 1998. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 86(16), 6196-6200.

Nagy, Z.T., Sonet, G., Glaw, F. & Vences, M., 2012. First large-scale DNA barcoding assessment of reptiles in the biodiversity hotspot of Madagascar, based on newly designed COI primers. *PLoS One*, 7 (3).

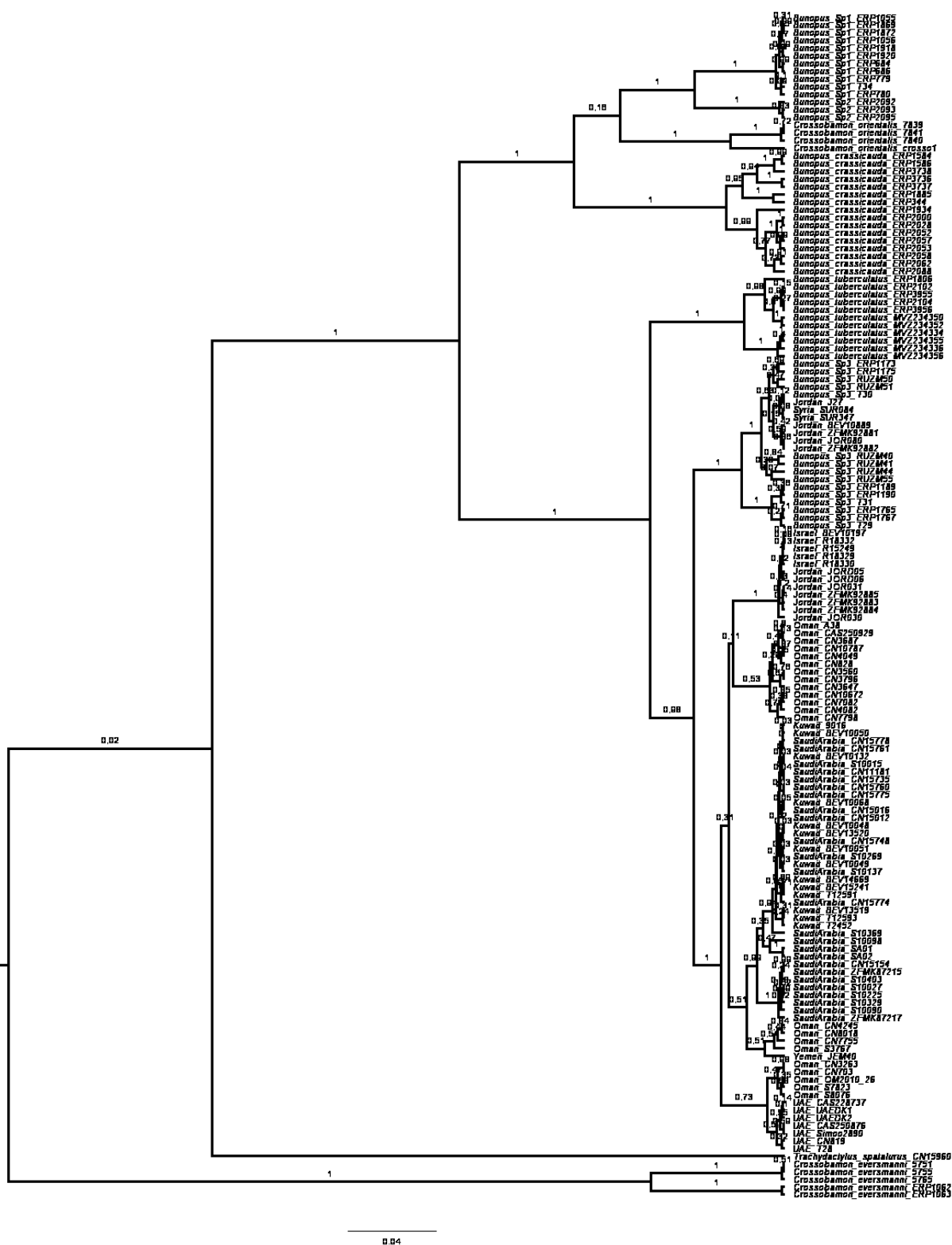
Příloha 2 – Nekorigované genetické vzdálenosti (*p*-distance) mitochondriálních markerů 12S (pod diagonálou), COI (nad diagonálou) mezi skupinami a 12S / COI (na diagonále) uvnitř skupin. Hodnota za ± vyjadřuje směrodatnou chybu (SE = standard error). V případě, že je v buňce tabulky pouze pomlčka, znamená to, že k dané skupině byla k dispozici nanejvýš jedna sekvence a není tedy možné *p*-distance spočítat.

	<i>C. evermanni</i>	<i>B. sp. 1</i>	<i>B. sp. 2</i>	<i>C. orientalis</i>	<i>B. crassicauda</i>	<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>	<i>B. sp. 3</i>	Arabský klad
<i>C. evermanni</i>	0% / 8%	22,29 ± 1,53%	22,2 ± 1,52%	20,32 ± 1,54%	21,48 ± 1,44%	20,93 ± 1,52%	22,02 ± 1,53%	21,36 ± 1,46%
<i>B. sp. 1</i>	14,21 ± 1,75%	0% / 0%	10,99 ± 1,23%	15,7 ± 1,37%	15,87 ± 1,30%	20,88 ± 1,59%	19,5 ± 1,52%	20,23 ± 1,49%
<i>B. sp. 2</i>	-	-	- / 0%	16,01 ± 1,43%	17,37 ± 1,43%	19,16 ± 1,53%	20,07 ± 1,53%	20,4 ± 1,49%
<i>C. orientalis</i>	14,42 ± 1,70%	10,21 ± 1,57%	-	2% / 0%	15,77 ± 1,32%	20,9 ± 1,65%	20,85 ± 1,53%	20,23 ± 1,49%
<i>B. crassicauda</i>	14,82 ± 1,83%	12,3 ± 1,68%	-	11,28 ± 1,56%	- / 4%	19,79 ± 1,51%	20,6 ± 1,53%	20,08 ± 1,42%
<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>	18,45 ± 1,95%	14,67 ± 1,88%	-	13,62 ± 1,77%	15,32 ± 1,84%	- / 3%	12,49 ± 1,18%	12,45 ± 1,15%
<i>B. sp. 3</i>	15,2 ± 1,76%	12,63 ± 1,73%	-	12,9 ± 1,67%	14,36 ± 1,81%	4,88 ± 1,11%	1% / 3%	9,75 ± 0,88%
Arabský klad	16,82 ± 1,81%	13,9 ± 1,76%	-	13,99 ± 1,66%	15,05 ± 1,77%	5,27 ± 1,06%	3,76% ± 0,82%	2% / 6%

Příloha 3 – Fylogenetický strom spočítaný analýzou maximální věrohodnosti (Maximum Likelihood). Čísla nad větvemi zobrazují hodnotu bootstrap support.



Čísla nad větvemi zobrazují hodnotu posteriorních pravděpodobností (pp).



Příloha 5 – Materiál použitý v této práci seřazen podle kódů tkáňových vzorků. Tabulku ukazuje mimo jiné kompletnost datasetu v podobě dostupných sekvencí čtyř dílčích markerů, dále země původu s GPS souřadnicemi (vynesení GPS souřadnic v mapě je zobrazeno na obr. 7). Pro stažené sekvence z databáze GenBank jsou uvedeny jejich přístupová čísla. Dvojice obarvených políček s tkáňovými vzorky představují ty, z jejichž sekvencí byly vytvořeny genetické chiméry. Názvy rodů v prvním a posledním sloupci tabulky jsou z důvodu ušetření místa zkráceny: *Bunopus* = *B.*; *Crossobamon* = *C.*; *Trachydactylus* = *T.*

Druh	Kód tkáňového vzorku	12S	COI	RAG2	c-mos	Země	Zem. šířka	Zem. délka	Kandidátský druh
<i>C. evermanni</i>	5751		ano	ano	ano	Tádžikistán	37,10207	68,22523	<i>C. evermanni</i>
<i>C. evermanni</i>	5755	ano	ano		ano	Tádžikistán	37,10207	68,22523	<i>C. evermanni</i>
<i>C. evermanni</i>	5765	ano	ano	ano	ano	Tádžikistán	37,10207	68,22523	<i>C. evermanni</i>
<i>C. evermanni</i>	ERP1062		KX893113			Írán	34,5333333	60,4333333	<i>C. evermanni</i>
<i>C. evermanni</i>	ERP2063		KX893114			Írán	34,5333333	60,4333333	<i>C. evermanni</i>
<i>C. orientalis</i>	7839	ano	ano	ano	ano	Pákistán	31,26079	72,03972	<i>C. orientalis</i>
<i>C. orientalis</i>	7840	ano	ano	ano	ano	Pákistán	31,26079	72,03972	<i>C. orientalis</i>
<i>C. orientalis</i>	7841	ano	ano		ano	Pákistán	31,26079	72,03972	<i>C. orientalis</i>
<i>C. orientalis</i>	crosso1	DQ852715			DQ852730	India	27,5293272	72,8015625	<i>C. orientalis</i>
<i>B. tuberculatus</i>	9014	EU589159				Írán	25,768707	60,865907	<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>
<i>B. tuberculatus</i>	9016	EU589160				Kuvajt	29,373274	47,592202	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	2010_26	ano				Omán	23,021328	57,33448	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	AO 38	ano	ano	ano	ano	Omán	22,76444	57,60306	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	BEV10048 / T1470	ano				Kuvajt	29,3213	47,868	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	BEV10049 / T1471	ano				Kuvajt	29,3213	47,868	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	BEV10050 / T1472	ano				Kuvajt	29,3213	47,868	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	BEV10051 / T1473	ano				Kuvajt	29,4432	47,742	Arabský klad

<i>B. tuberculatus</i>	BEV10068 / T1490	ano		ano	ano	Kuvajt	29,9632	47,6233	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	BEV10132 / T2447	ano		ano	ano	Kuvajt	29,9437	47,7515	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	BEV10197 / T2983		ano	ano	ano	Izrael	29,6546	34,9862	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	BEV10889 / T3750	ano	ano	ano	ano	Jordánsko	31,761	36,756	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	BEV13519 / T9239	ano	ano			Kuvajt	29,5561	47,7095	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	BEV13520 / T9240	ano				Kuvajt	29,3675	46,953	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	BEV14669 / T11382	ano				Kuvajt	28,65761	48,37579	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	BEV15241 / T12592	ano	ano	ano	ano	Kuvajt	28,59522	48,39158	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CAS 228737			JQ945427	JQ945535	SAE	22,266667	55,683333	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CAS 228738		KX889154			SAE	25,266667	55,683333	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CAS 250876		KX889155			SAE	25,616667	56,05	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 10672	ano				Omán	17,84933	54,00504	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 10787	ano				Omán	22,49475	58,68279	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 3263	ano	ano	ano		Omán	22,95566	56,14033	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 3560	ano	ano	ano	ano	Omán	20,8069	58,32866	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 3647	ano	ano	ano	ano	Omán	22,24226	58,26999	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 3687	ano	ano	ano	ano	Omán	22,24226	58,26999	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 4049	ano				Omán	22,30873	59,22104	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 4082	ano	ano	ano	ano	Omán	22,30873	59,22104	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 4245	ano	ano	ano	ano	Omán	18,11348	53,22923	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 703	ano	ano	ano	ano	Omán	22,3744	56,40202	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 7082	ano				Omán	18,45987	53,0983	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 7755	ano	ano	ano	ano	Omán	19,17521	54,49364	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 7798	ano	ano	ano	ano	Omán	19,5195	56,11712	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 8018	ano	ano	ano	ano	Omán	18,7833	54,99401	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 819	ano	ano	ano	ano	SAE	24,99638	55,66103	Arabský klad

<i>B. tuberculatus</i>	CN 828	ano	ano	ano	ano	Omán	20,80809	58,32884	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 15012	ano				Saudská Arábie	20,82676	45,81416	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN 15016	ano	ano		ano	Saudská Arábie	20,82676	45,81416	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN15154		ano		ano	Saudská Arábie	22,310637	41,754493	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN15735	ano		ano	ano	Saudská Arábie	25,45933	46,56276	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN15748	ano	ano	ano	ano	Saudská Arábie	24,542718	46,30234	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN15760	ano		ano	ano	Saudská Arábie	25,147162	47,559819	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN15761	ano	ano	ano	ano	Saudská Arábie	25,147162	47,559819	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN15774	ano	ano	ano	ano	Saudská Arábie	25,147162	47,559819	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN15775	ano	ano	ano	ano	Saudská Arábie	25,147162	47,559819	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN15778	ano	ano	ano	ano	Saudská Arábie	25,45933	46,56276	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	CN3796		KX889134			Omán	21,3333333	58,5333333	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	ERP1055		KX889144			Írán	35,366667	60,7	<i>B. sp. 1</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP1056		KX889145			Írán	35,366667	60,7	<i>B. sp. 1</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP1173		KX893119			Írán	31,283333	49,233333	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP1175		KX893120			Írán	31,283333	49,233333	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP1189		KX879669			Írán	28,916667	51	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP1190		KX879670			Írán	28,916667	51	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP1584		KX893089			Írán	34,716667	52,6	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP1586		KX893091			Írán	34,716667	52,6	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP1765		KX889161			Írán	27,25	52,85	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP1767		KX889163			Írán	27,25	52,85	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP1806		KX889157			Írán	27,75	55,1	<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP1869		KX879662			Írán	34,166667	60,3	<i>B. sp. 1</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP1872		KX879663			Írán	34,166667	60,3	<i>B. sp. 1</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP1885		KX893087			Írán	36,783333	57,583333	<i>B. crassicauda</i>

<i>B. tuberculatus</i>	ERP1918		KX879648			Írán	32,5	58,9	<i>B. sp. 1</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP1920		KX879649			Írán	32,5	58,9	<i>B. sp. 1</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP1934		KX893104			Írán	32,033333	54,2	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP2000		KX893073			Írán	31,15	52,533333	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP2028		KX893074			Írán	31,15	52,533333	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP2052		KX893080			Írán	30,916667	53,45	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP2053		KX893081			Írán	30,916667	53,45	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP2057		KX893079			Írán	30,916667	53,45	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP2058		KX893083			Írán	30,233333	54,233333	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP2062		KX893084			Írán	30,233333	54,233333	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP2088		KX893102			Írán	29,45	55,516667	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP2092		KX889150			Írán	30,433333	57,7	<i>B. sp. 2</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP2093		KX889149			Írán	30,433333	57,7	<i>B. sp. 2</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP2095		KX889148			Írán	30,433333	57,7	<i>B. sp. 2</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP2102		KX077670			Írán	27,2	60,45	<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP2104		KY077671			Írán	27,2	60,45	<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP344		KX893116			Írán	36,783333	57,583333	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP3736		KX893093			Írán	34,05	51,6	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP3737		KX893094			Írán	34,05	51,6	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. crassicauda</i>	ERP3738		KX893096			Írán	34,05	51,6	<i>B. crassicauda</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP3955		KY077672			Írán	27,2	60,45	<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP3956		KY077673			Írán	27,2	60,45	<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP684		KX879654			Írán	34,3	56,9	<i>B. sp. 1</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP686		KX879655			Írán	34,3	56,9	<i>B. sp. 1</i>

<i>B. tuberculatus</i>	ERP779		KX879659			Írán	33,816667	58,316667	<i>B. sp. 1</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ERP780		KX879657			Írán	33,816667	58,316667	<i>B. sp. 1</i>
<i>B. tuberculatus</i>	J27	KT302094		KT302144	KT302127	Jordánsko	31,583	37,25	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	JEM_40	ano				Jemen	15,4	45,269167	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	JOR_030	ano	ano	ano	MG990766	Jordánsko	29,42565	34,97565	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	JOR_031	ano	ano	ano	ano	Jordánsko	29,466	35,44563	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	JOR_080	ano	ano	ano	ano	Jordánsko	31,8295	36,80722	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	JORD05	ano	ano	ano	ano	Jordánsko	29,3159531	36,0023778	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	JORD06	ano	ano		ano	Jordánsko	29,3159531	36,0023778	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	MVZ234334		KX879651			Írán	25,45	61,25	<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>
<i>B. tuberculatus</i>	MVZ234336		KX879652			Írán	25,45	61,25	<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>
<i>B. tuberculatus</i>	MVZ234350		KX889141			Írán	26,933333	56,4	<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>
<i>B. tuberculatus</i>	MVZ234352		KX889156			Írán	26,933333	56,4	<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>
<i>B. tuberculatus</i>	MVZ234355		KX879650			Írán	25,45	61,25	<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>
<i>B. tuberculatus</i>	MVZ234356		KX879653			Írán	25,45	61,25	<i>B. tuberculatus sensu stricto</i>
<i>B. tuberculatus</i>	MVZ236485		KX889152			Jemen	15,433333	45,35	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	R 15249	ano	ano	ano	ano	Izrael	29,797	35,012	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	R 18329	ano	ano	ano	ano	Izrael	29,94	35,068	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	R 18330		ano	ano	ano	Izrael	29,94	35,068	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	R 18332	ano	ano	ano	ano	Izrael	29,94	35,068	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	R/IRA/1044	EU589158				Írán	34,866667	58,866667	<i>B. sp. 1</i>
<i>B. tuberculatus</i>	R/IRA/1160	EU589156				Írán	29,633333	50,433333	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. crassicauda</i>	R/IRA/1193	EU589154				Írán	32,7	55,3666667	<i>B. crassicauda</i>

<i>B. tuberculatus</i>	Rept/SUR/347	EU589157				Sýrie			<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	RUZM50		KX889138			Írán	30,8	49,555557	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	RUZM51		KX893123			Írán	30,8	49,555557	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	RUZM55		KX889160			Írán	34,5	45,583333	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	S 10015	ano	ano	ano	ano	Saudská Arábie	25,26806	46,62366	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	S 10027	ano	ano	ano	ano	Saudská Arábie	26,10437	44,58867	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	S 10090	ano	ano	ano	ano	Saudská Arábie	26,10437	44,58867	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	S 10098	ano	ano	ano	ano	Saudská Arábie	26,45661	37,9359	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	S 10137	ano				Saudská Arábie	25,32252	46,53951	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	S 10225	ano	ano	ano	ano	Saudská Arábie	26,08708	44,6517	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	S 10269	ano				Saudská Arábie	25,32252	46,53951	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	S 10329	ano	ano	ano	ano	Saudská Arábie	26,8696	40,06326	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	S 10369	ano				Saudská Arábie	25,26806	46,62366	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	S 10403	ano	ano	ano	ano	Saudská Arábie	21,25904	40,79568	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	S 3767	ano	ano	ano	ano	Omán	19,743058	55,1478	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	S 7823	ano		ano	ano	Omán	20,42776	56,74081	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	S 8076	ano		ano	ano	Omán	19,16855	57,65657	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	SPM002890	ano	ano	ano	ano	SAE	25,29167	55,58	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	SUR 084	EU589155				Sýrie	35,311307	40,130929	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	T12591	ano	ano	ano		Kuvajt	28,59728	48,27574	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	T12593	ano	ano	ano	ano	Kuvajt	29,4736	47,7781	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	T2452	ano		ano	ano	Kuvajt	29,9437	47,7515	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	T28		ano			SAE	24,130216	55,80232	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	T29	ano		ano	ano	Írán	29,633333	50,43333	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	T30	ano	ano			Írán	29,633333	50,43333	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	T31	KT302095		KT302145	KT302128	Írán	29,633333	50,43333	<i>B. sp. 3</i>

<i>B. tuberculatus</i>	T34	ano	ano	ano	ano	Írán	34,969722	58,89556	<i>B. sp. 1</i>
<i>B. tuberculatus</i>	UAE1DK	ano				SAE	24,78071	54,71581	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	UAE2DK	ano				SAE	24,78071	54,71581	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	ZFMK 87215	ano	ano			Saudská Arábie	27,4	41,74	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	ZFMK 87217	ano	ano	ano	ano	Saudská Arábie	27,4	41,74	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	ZFMK 92881	ano	ano	ano	ano	Jordánsko	31,584206	37,211114	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ZFMK 92882	ano	ano	ano	ano	Jordánsko	31,584206	37,211114	<i>B. sp. 3</i>
<i>B. tuberculatus</i>	ZFMK 92883	ano	ano	ano	ano	Jordánsko	29,903897	35,406139	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	ZFMK 92884	ano	ano	ano	ano	Jordánsko	29,903897	35,406139	Arabský klad
<i>B. tuberculatus</i>	ZFMK 92885	ano	ano	ano	ano	Jordánsko	29,903897	35,406139	Arabský klad
<i>T. spatalurus</i>	CN 15960	ano	ano	ano	ano	Jemen	13,882402	45,869709	